

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências
Departamento de Biologia Animal



As lapas (*Patella aspera* Röding, 1798) como habitat de macroalgas

Miguel Furtado

Dissertação
Mestrado em Ecologia Marinha

2013

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências
Departamento de Biologia Animal



As lapas (*Patella aspera* Röding, 1798) como habitat de macroalgas

Miguel Furtado

Dissertação
Mestrado em Ecologia Marinha

Orientadores: Professora Doutora Ana Isabel Neto

Professor Doutor Ricardo Melo

2013

*“As a young boy, I was very interested - as I still am - in all sorts of
adventure and exploration. I thought about being an astronaut,
a dinosaur scientist, or marine biologist, but I clearly
was drawn to the ocean and to the water.”*

Brian Skerry

Agradecimentos

Embora uma tese, pela sua finalidade académica, seja um trabalho de carácter individual, existem contribuições de diversas formas que não podem e nem devem ser esquecidas. Por essa razão, deixo aqui apenas algumas palavras num sentido de profundo agradecimento.

À minha orientadora, Professora Doutora Ana Isabel Neto, pela forma como mais uma vez me recebeu, por toda a sua ajuda e conselhos em todos os pontos deste trabalho e que no seu conjunto foram cruciais para o seu desenvolvimento. Agradeço também não só a confiança que em mim depositou, mas também, a transmissão dos seus conhecimentos que me permitiu e foi decisiva para que este trabalho contribuísse para o meu desenvolvimento pessoal e científico.

Ao meu orientador, Professor Doutor Ricardo Melo, pela constante disponibilidade, sugestões e apoio disponibilizado na realização deste trabalho. Sem me esquecer claro, as suas palavras de ânimo e divertimento que sempre o caracterizaram durante todas as nossas reuniões.

Ao Gustavo e ao João, por me terem colocado o desafio de fazer este trabalho e por toda a sua grande ajuda na iluminação de ideias e na parte estatística, que me fizera considerar-lhes como meus orientadores.

À Dolors e à Inés, pela sua vontade, boa disposição e ajuda na triagem de muitas lapas que em muito contribuíram para o avanço e desenvolvimento deste trabalho.

A todos aqueles do grupo de investigação de Biologia Marinha da Universidade dos Açores que de uma forma ou de outra ajudaram na elaboração deste trabalho.

A todos os meus amigos que me ajudaram proporcionando grandes momentos de divertimento e relaxamento quer no mar quer em terra.

À minha família e em especial, aos meus pais, irmã e avó pela paciência e pela forma como acreditam em mim e como me apoiam na realização de todos os meus sonhos.

Ao Renato, à Emília, à Milenka, e em especial ao Isaias e à Erna, que me acolheram de braços abertos nesta última fase de trabalho mostrando-se sempre disponíveis para tudo e mais alguma coisa.

Aos Fonfelos por toda a nossa amizade e por todos os inesquecíveis momentos que passamos durante todo o mestrado.

À minha namorada, Pauline, que mais do que todos me aturou, apoiou e acompanhou em todos os momentos desta longa desta caminhada. A todas as nossas tardes passadas a medir lapas e mais do que isso, pelas alegrias e pelas angústias passadas sabendo sempre aconselhar, criticar e incentivar nos momentos chave.

Ao Projecto PatelGene por me ter fornecido todo o material de estudo e me ter proporcionado esta fantástica oportunidade.

A todos o meu sincero muito obrigado!

Resumo

Embora as lapas possam controlar a distribuição e abundância de algas e outros organismos, as suas conchas podem oferecer um substrato disponível e um refúgio para o estabelecimento de diversas espécies, especialmente em ambientes onde a competição por espaço é elevada, como é o caso dos Açores. Este trabalho foi o primeiro a identificar o epibiota e a caracterizar a sua respectiva percentagem de cobertura nas conchas da lapa *Patella aspera* nos Açores testando o número de *taxa* presentes e a sua percentagem de cobertura em função do tamanho da concha, bem como a composição do epibiota em função da localização do basibionte nos diferentes grupos do arquipélago (separados por centenas de quilómetros), nas diferentes ilhas de cada grupo (separadas por dezenas de quilómetros) e entre locais da mesma ilha e grupo (separados por quilómetros).

Foram colectados 707 indivíduos de *P. aspera* em dois locais de cada uma das nove ilhas do arquipélago dos Açores nos meses de verão (Junho a Setembro) de dois anos consecutivos. As conchas foram medidas, os epibiontes presentes foram identificados e quantificados ao nível da espécie enquanto, correlações testaram a riqueza e a percentagem de cobertura do epibiota em função do tamanho do basibionte e análises de desenho hierárquico avaliaram e testaram os comprimentos das conchas e os padrões da composição do epibota entre as diferentes escalas consideradas.

O comprimento das conchas apresentou variabilidade e diferenças significativas entre as diferentes ilhas do mesmo grupo ($p < 0,05$) e entre locais dentro da mesma ilha e grupo ($p < 0,001$), mas não entre grupos ($p > 0,05$). No total, identificaram-se 191 *taxa*, tendo-se verificado uma clara dominância de epibiontes algais (186 *taxa*) face à componente animal (5 *taxa*), sendo que dentro das algas a maior representatividade coube às rodófitas (112 *taxa*). No global, a crosta vermelha *Lithothamnion* apresentou o maior nível de ocorrência (54,17 %), seguindo-se *taxa* como *Gelidium* (41,30 %), *Ceramium rubrum* (38,47 %), *Jania* (35,50 %) e *Polysiphonia denudata* (33,09 %). O número de *taxa* de epibiontes, tal como a percentagem da sua cobertura demonstraram-se positivamente relacionados com o comprimento da concha do basibionte. A composição do epibiota variou significativamente entre as ilhas do mesmo grupo ($p < 0,001$) e entre os locais dentro da mesma ilha e grupo ($p < 0,001$), mas não entre grupos ($p > 0,05$). As estimativas da variância mostraram um padrão de aumento da variação com a diminuição da escala espacial.

O epibiota identificado parece reflectir o ambiente circundante às conchas enquanto o número de *taxa* de epibiontes e a percentagem da sua cobertura pareceram estar relacionados com o aumento da área colonizável e com o aumento do tempo de exposição das conchas. A composição do epibiota parece ser influenciada por factores a operar à escala das ilhas (idades e padrões de recrutamento diferentes entre as ilhas) e locais (processos físicos e biológicos intrínsecos), mas não por factores à escala dos grupos visto as semelhanças de clima e em condições oceanográficas ao longo de todo o arquipélago. Factores antropogénicos como a sobre-exploração do basibionte em estudo parecem ser um factor que afecta ambas a escala das ilhas como locais. Este ainda pode reflectir a variabilidade e as diferenças encontradas relativamente aos comprimentos das conchas entre ilhas dentro do mesmo grupo e locais dentro da mesma ilha e grupo.

No global, este estudo revela que as conchas de *P. aspera*, uma espécie sobre-explorada nos Açores, sustentam uma rica comunidade de algas e alguns invertebrados, amplificando o seu papel ecológico e o fenómeno da epibiose como alternativa viável de sobrevivência.

Palavras-chave: *Patella aspera*, epibiose, algas, invertebrados, análise hierárquica, variabilidade espacial, Açores

Abstract

Although limpets can control the distribution and abundance of algae and other organisms, their shells can offer available substrata and a refuge for the establishment of several species, especially in environments where competition for space is high, such as the case of the Azores. This work was the first to identify the epibiota and to characterize the percentage of their coverage in the shells of the limpet *Patella aspera*, testing the number of present *taxa* and coverage depending on the shell size, and also their composition depending on the location of the basibiont in different groups of the archipelago (separated by hundreds of kilometers), on the islands of each group (separated by tens of kilometers) and between locations on the same island and group (separated by kilometers).

A total of 707 individuals of *P. aspera* was collected from two locations in each of the nine islands of the Azores in the summer months (June to September) of two consecutive years. The shells were measured, the epibionts present were identified and quantified at species level while, correlations tested the number of *taxa* and percentage cover of epibiota depending on the shell size and a hierarchical analysis were used to evaluate and test the shell size and the epibota composition patterns among the different scales considered.

The shell size presented variability and significant differences among the different islands within the same group ($p < 0.05$) and among locations within the same island and group ($p < 0.001$), but not among groups ($p > 0.05$). In total, 191 *taxa* were identified showing a clear dominance of algal epibionts (186 *taxa*) compared with the animal component (5 *taxa*), and within algae the most representative were for Rhodophyta (112 *taxa*). Overall, the red crust *Lithothamnion* had the highest level of occurrence (54.17 %), followed by *Gelidium* (41.30 %), *Ceramium rubrum* (38.47 %), *Jania* (35.50 %), and *Polysiphonia denudata* (33.09 %). The number of epibionts *taxa* and the cover percentage were positively related with the size of basibiont shell. The composition of the epibiota varied significantly among islands within the same group ($p < 0.001$) and among locations within the same island and group ($p < 0.001$), but not among groups ($p > 0.05$). The estimates of variance showed a pattern of variation increasing with the decrease of the spatial scale.

The epibiota identified seems to reflect the surrounding environment while the number of *taxa* and their cover percentage appeared to be related with the increased available area for settlement and with increasing time of exposure of the shells. The composition of the epibiota appears to be influenced by the processes operating at scales of the islands (different ages and

recruitment patterns among the islands) and local (intrinsic physical and biological processes), but not from processes at scale of the groups probably due to the similarities in climate and oceanographic conditions along the archipelago. Anthropogenic factors such as over-exploitation of the studied basibiont appear to be a factor that affects both the scale of the islands and locations. This also may reflect variability and differences in relation of the shells size among the islands within the same group, and locations within the same island and group.

This study shows that the shells of *P. aspera*, an over-exploited species in the Azores, support a very rich community of algae and some invertebrates, amplifying their ecological role and the phenomenon of epibiose as a viable alternative for survival.

Keywords: *Patella aspera*, epibiosis, algae, invertebrates, hierarchical analysis, spatial variability, Azores

Índice

| | |
|---|------|
| Agradecimentos..... | v |
| Resumo | vii |
| Abstract | ix |
| Índice | xi |
| Índice de figuras | xiii |
| Índice de tabelas..... | xv |
| 1. Introdução | 1 |
| 1.1. Epibiose | 1 |
| 1.2. Variação espacial das comunidades a diferentes escalas espaciais | 3 |
| 1.3. Comunidades litorais dos Açores | 4 |
| 2. Metodologia | 7 |
| 2.1. Local de estudo..... | 7 |
| 2.2. Amostragem e tratamento das amostras..... | 8 |
| 2.3. Análise de dados..... | 10 |
| 3. Resultados | 13 |
| 3.1. Biometria das lapas | 13 |
| 3.2. Comunidade epibiótica encontrada na concha das lapas | 14 |
| 3.3. Efeito do comprimento da concha na comunidade epibiótica | 15 |
| 3.4. Variação espacial da composição do epibiota..... | 17 |
| 4. Discussão | 19 |
| 4.1. Comunidade epibiótica encontrada na concha das lapas | 19 |
| 4.2. Efeito do comprimento da concha na comunidade epibiótica | 21 |
| 4.3. Variação espacial da composição do epibiota..... | 22 |
| 5. Considerações finais | 25 |
| Referências bibliográficas..... | 27 |
| Apêndice | 33 |

Índice de figuras

| | |
|--|----|
| Figura 1 – Mapa e localização do arquipélago dos Açores mostrando o número de amostragens nos dois locais de cada ilha..... | 9 |
| Figura 2 – Comprimento médio (\pm EP) das conchas (cm) de acordo com o grupo, a ilha e o local de amostragem (n = 707)..... | 13 |
| Figura 3 – Representatividade dos grupos de epibiontes (esquerda) e dos diferentes grupos algais (direita) identificados nas conchas de <i>P. aspera</i> (n = 707). | 14 |
| Figura 4 – Ocorrência (%) dos diferentes <i>taxa</i> de epibiontes encontrados na concha de <i>P. aspera</i> . Cut-off de 10 % (n = 707). R – Rhodophyta; C – Chlorophyta; P – Heterokontophyta, Phaeophyceae; CY – Cyanophyta; B – Heterokontophyta, Bacillariophyceae..... | 15 |
| Figura 5 – Correlação entre o número de <i>taxa</i> de epibiontes presentes na concha e o comprimento da mesma (cm), com representação da linha de tendência do tipo linear (n = 707). | 16 |
| Figura 6 – Correlação entre a percentagem de cobertura da superfície da concha e o comprimento da mesma (cm), com representação da linha de tendência do tipo polinomial (n = 707).... | 16 |
| Figura 7 – Ordenação MDS representando a composição do epibiota presente nas conchas. Cada ponto representa o centróide para o respectivo local dentro da mesma ilha e grupo (A: local A; B: local B). Triângulos cinzento claro referem-se a ilhas e locais constituintes do grupo ocidental, círculos cinzento escuro aos do grupo central e quadrados pretos aos do grupo oriental. | 18 |

Índice de tabelas

Tabela 1 – Análise PERMANOVA comparando o comprimento das conchas nas diferentes escalas hierárquicas: grupos de ilhas (factor aleatório, 3 níveis), ilha (factor aleatório, 9 níveis aninhados no grupo) e local (factor aleatório, 2 níveis aninhado na ilha e grupo). Baseada nas distâncias euclidianas. GL – graus de liberdade; QM – quadrados médios.14

Tabela 2 – Análise PERMANOVA comparando a composição do epibiota nas diferentes escalas hierárquicas: grupos de ilhas (factor aleatório, 3 níveis), ilha (factor aleatório, 9 níveis aninhados no grupo) e local (factor aleatório, 2 níveis aninhado na ilha e grupo). Baseada nas medidas de similaridade Bray-Curtis e no comprimento da concha (cm) como co-variável. Foram incluídas as estimativas de variância para cada escala. GL – graus de liberdade; QM – quadrados médios. 17

1. Introdução

Devido às características físicas da água, quando em comparação com o ar, um modo sésil de vida é possível e frequentemente favorável (Wahl, 2010). Na maioria dos habitats marinhos, milhares de espécies com representantes de muitos filos possuem propágulos ou larvas planctónicas, mas dependem de substratos rígidos em pelo menos uma fase da sua vida para garantir a respectiva ontogénese (estabelecimento e crescimento) (Wahl e Mark, 1999; Wahl, 2010). Este modo de vida sésil está presente em muitas bactérias, diatomáceas, protozoários, braquiópodes e moluscos, em todas as esponjas, na maior parte dos cnidários, briozoários e tunicados, em alguns rotíferos, equinodermes e crustáceos, em poliquetas construtores de tubos, e na maioria das macroalgas (Wahl e Mark, 1999; Wahl, 2010). Consequentemente, a elevada diversidade de organismos de vida adulta sésil, leva à coexistência de centenas ou milhares de espécies em porções relativamente pequenas de substrato rígido e à consequente competição por este recurso que, é muitas vezes limitante (Wahl, 1989; Wahl e Mark, 1999; Wahl, 2010). Substratos mais instáveis, como zonas de calhau rolado ou de areia, apresentam um número limitado de espécies (Neto *et al.*, 2005) enquanto, outras superfícies como as conchas de invertebrados marinhos criam um espaço secundário e funcionam como "ilhas" de substrato duro para o estabelecimento e crescimento de uma ampla gama de organismos sésseis (*e.g.* Fralick *et al.*, 1985; Davis e White, 1994; Warner, 1997; Creed, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2007; Wernberg *et al.*, 2010). Numa população densamente povoada onde a competição por espaço é elevada, a vantagem de colonizar uma superfície desocupada é, provavelmente, a maior razão para a colonização em substratos vivos (Wahl, 1989).

1.1. Epibiose

A colonização em substratos vivos leva à epibiose. Este processo extremamente complexo difere do ectoparasitismo, da simbiose trófica ou da relação efémera de um animal visitante móvel, pois trata-se de uma associação interespecífica facultativa não simbiótica entre dois organismos: o epibionte e o basibionte (Wahl, 2010). O termo “epibionte” inclui organismos que durante a fase sésil do seu ciclo de vida estão ligados a uma superfície de um substrato vivo, sem depender troficamente do mesmo. A superfície ou organismo que os aloja, o “basibionte”, constitui um apoio para o epibionte e são normalmente animais sésseis ou de movimento lento, frequentemente com a superfície externa corporal biologicamente inactiva (Wahl, 1989; Wahl e Mark, 1999; Wahl, 2010).

Face à natureza ocasional e facultativa da epibiose, vários organismos sésseis podem viver como basibiontes ou como epibiontes, ou ambos simultaneamente (numa epibiose de segundo ou terceiro grau) (Wahl, 1989). Numa revisão do tema, Wahl (2010) refere que o número de epibiontes estabelecidos exclusivamente em substratos vivos é inferior a 20 %, dos quais menos de 5 % são restritos a uma espécie de basibionte. Esta associação pode ainda ser temporária, mas muitas vezes dura toda a vida útil de pelo menos um dos organismos (Wahl, 1996). Na maioria dos casos, as etapas iniciais deste processo extremamente complexo parecem seguir um padrão de base, que é quase independente do tipo de substrato, da região geográfica ou das espécies colonizadoras estudadas (Wahl, 1989).

A presença de uma comunidade epibiótica pode modificar várias interacções entre o basibionte e as componentes abióticas e bióticas do sistema, que podem ter efeitos potenciais nas espécies envolvidas e na dinâmica da comunidade (Wahl e Mark, 1999). Para além disso, uma associação epibiótica cria uma complexa rede de interacções directas e indirectas entre basibionte e epibionte, potencialmente causando uma série de vantagens e desvantagens para ambos os colonizados e / ou organismos colonizadores (Wahl, 1989). Em cada caso a importância relativa dos efeitos positivos e negativos da epibiose depende de factores ambientais e da biologia e história de vida dos basibiontes e epibiontes (factores específicos da espécie) (Wahl e Sonnichsen, 1992) e geralmente não pode ser classificada como globalmente benéfica ou prejudicial para nenhum dos parceiros (Wahl, 1989).

As conchas de moluscos podem actuar como engenheiros do ecossistema em ambos os habitats marinhos e de água doce, devido à produção de conchas de dimensões consideráveis (Gutiérrez *et al.*, 2003). Estas podem ser ainda habitats importantes em ambientes onde os substratos rochosos são muito escassos, ou estão densamente colonizados, e onde a competição por espaço é elevada (Vasconcelos *et al.*, 2007). Tem sido demonstrado que as conchas podem aumentar a abundância das espécies locais, tornando a epibiose um mecanismo de colonização alternativo e uma estratégia de sobrevivência valiosa (Wahl, 1989; Creed, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2007). Quanto maior for a concha, maior é o número de *taxa* (Wernberg *et al.*, 2010) e maior a percentagem de cobertura expectável em epibiontes de nela ocorrer (Warner, 1997; Vasconcelos *et al.*, 2007). Para além disso, as conchas podem oferecer aos epibiontes protecção contra a predação e perturbação (Witman, 1985; Beekey *et al.*, 2004), fornecer uma maior irradiação a organismos fotossintéticos, condições nutricionais mais favoráveis e transporte gratuito (Wahl, 1989). Em contraste, o movimento e o modo de vida de muitos basibiontes podem reduzir os epibiontes por ficarem sujeitos a mudanças

drásticas de condições ambientais ou a efeitos de abrasão e dessecação (Bell, 2005; Spooner e Vaughn, 2006). No entanto, o maior perigo do epibionte é ser vítima dos predadores do basibionte (Wahl, 1989).

O estabelecimento de epibiontes é um fenómeno comum e tem sido observado em muitos tipos de conchas marinhas como, por exemplo, caracóis marinhos (Warner, 1997; Creed, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2007; Wernberg *et al.*, 2010), vieiras (Cerrano *et al.*, 2006; Borzykh e Zvereva, 2012), caranguejos ermitas (Williams e McDermott, 2004; Ayres-Peres e Mantelatto, 2010) e lapas (Fralick *et al.*, 1985). A ausência de organismos epibiontes está provavelmente relacionada com o tempo de exposição, distúrbios e mecanismos de defesa do hospedeiro (Wahl e Sonnichsen, 1992). Distúrbios podem incluir, por exemplo, a herbivoria (Wahl e Sonnichsen, 1992) e a abrasão associada ao elevado hidrodinamismo (Abbott e Bergey, 2007). Já os mecanismos potenciais de defesa incluem defesas comportamentais como a escavação em sedimentos moles (Creed, 2000), defesas mecânicas como a renovação de superfícies através da secreção de muco (Bavington *et al.*, 2004), defesas físicas como características microtopográficas das conchas (Bers e Wahl, 2004) e defesas químicas como produtos químicos anti-incrustação (Bers *et al.*, 2006). Todos estes tipos de defesa podem ser encontrados a actuar singularmente ou em combinação (Wahl, 1989).

1.2. Variação espacial de comunidades a diferentes escalas espaciais

Embora os mecanismos que estruturam comunidades epibióticas possam ser fascinantes e muito diversificados, tem sido sugerido que as comunidades de espécies na superfície de conchas podem ser muito úteis como modelos para o estudo de padrões da diversidade a várias escalas espaciais (Williams e McDermott, 2004). Tendo em conta a natureza facultativa do fenómeno da epibiose (Wahl e Mark, 1999), o estudo destes padrões pode ser informativo de processos locais e regionais envolvidos na estrutura da comunidade em geral, bem como do epibiota especificamente (Wernberg *et al.*, 2010).

A caracterização dos processos que operam a diferentes escalas espaciais e temporais, tal como os processos que interagem na formação de padrões ecológicos, tornou-se um foco central na pesquisa ecológica contemporânea (Levin, 1992). A pequenas escalas espaciais (locais separados por 1 a 100 m), muitos estudos apontam para a sua variabilidade intrínseca e concentram-se em processos de estruturação de pequena escala como a competição e a predação, ou a própria heterogeneidade local dentro do habitat (Underwood e Chapman,

1996; Benedetti-Cecchi, 2001, Fraschetti *et al.*, 2005). As maiores escalas (100 a 1000 quilómetros) parecem ser as condições oceanográficas e climáticas os factores que mais influenciam as comunidades em conjunto (Underwood e Chapman, 1996; Thrush *et al.*, 2000; Broitman *et al.*, 2001; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2003). Já outros factores como a variação na dispersão e recrutamento dos organismos podem ocorrer ao longo de escalas muito diferentes (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2003; Martins *et al.*, 2008). No entanto, entre escalas locais e biogeográficas, há um conjunto de processos cujo os efeitos sobre os padrões de composição da comunidade e abundância das espécies só recentemente começaram a receber a atenção dos ecologistas marinhos e ainda têm de ser integrados com as informações derivadas de estudos locais e biogeográficos (Fraschetti *et al.*, 2005).

As ilhas têm fornecido sistemas extremamente valiosos para testar hipóteses sobre o efeito da heterogeneidade do ambiente em padrões espaciais de comunidades naturais (Benedetti-Cecchi *et al.*, 2003; Tuya e Haroun, 2006; Vroom e Page, 2006; Tribollet e Vroom, 2007). Grupos de ilhas localizados a centenas de quilómetros de distância podem mostrar diferenças nas comunidades marinhas bentónicas, como consequência de diferenças nas condições oceanográficas relacionadas com gradientes latitudinais (Tribollet e Vroom, 2007), ou com um gradiente longitudinal nos grupos de ilhas situados perpendicularmente a um sistema de afloramento local ou correntes oceânicas (Schils e Coppejans, 2003). Já a forma e o tamanho de uma ilha como, a sua orientação em relação às ondas, cria diferentes graus de exposição entre locais situados a dezenas de quilómetros de distância (Sangil *et al.*, 2011) enquanto, a densidade de herbívoros, que é regulada por um conjunto de variáveis a diferentes escalas espaciais, afecta a estrutura e composição das comunidades algais em diferentes ilhas (Cheroske *et al.*, 2000).

Comunidades insulares são muitas vezes consideradas únicas porque são expostas a padrões imprevisíveis de colonização e / ou extinção que dependem da distância a outras fontes colonizadoras e dos tamanhos das ilhas (MacArthur e Wilson, 1967; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2003).

1.3. Comunidades litorais dos Açores

Nos Açores, as comunidades litorais são dominadas principalmente por povoamentos musciformes de algas de 1 – 3 cm de altura que cobrem as rochas como um tapete, sendo alguns invertebrados frequentes e mesmo abundantes em alguns locais (Neto, 2001; Neto *et*

al., 2005). De entre estes, as lapas desempenham um papel importante na regulação do equilíbrio ecológico das costas rochosas. Por exemplo, evidências experimentais têm demonstrado que a sobre-exploração das lapas nos Açores (Martins *et al.*, 1987) resultou num desenvolvimento exagerado de musgo algal que cobriu todo o espaço livre, deixando muito poucos espaços nus para a colonização de animais sésseis (Neto *et al.*, 2005).

Nestas ilhas, ocorrem duas espécies de lapas: *Patella candei* d'Orbigny, 1840, localmente conhecida como 'lapa mansa' e *Patella aspera* Röding, 1798 ou 'lapa brava', espécie endémica da macaronésia. Ambas as espécies ocorrem em conjunto no intertidal embora *P. aspera* seja mais abundante no infralitoral, até 6 m de profundidade e muito excepcionalmente até os 15 m (Hawkins *et al.*, 1990; Menezes, 1991). A espécie *P. candei* é explorada principalmente numa base de subsistência ou de lazer enquanto *P. aspera* tem sido explorada, principalmente, por mergulhadores quer licenciados quer não. Apesar das medidas de protecção, as lapas têm sofrido períodos de grande escassez no arquipélago parecendo não ser capazes de recuperar os seus níveis originais (Hawkins *et al.*, 1990).

As lapas (*Patella* spp.), após fixação ao substrato, são consideradas organismos sésseis apesar do seu comportamento caseiro fazendo pequenas deslocações para se alimentar (Henriques *et al.*, 2012). Mesmo quando existem em baixo número, as suas conchas podem fornecer substratos disponíveis e adequados para o estabelecimento de muitos tipos de organismos epibiontes, fazendo da epibiose um fenómeno de colonização alternativa e uma viável estratégia de sobrevivência muito importante para a dinâmica de comunidades costeiras. Este fenómeno assume particular importância em ilhas como os Açores onde a plataforma continental é inexistente e a amplitude de maré é baixa, havendo uma elevada competição por espaço (Neto *et al.*, 2005).

Embora a epibiose seja um fenómeno comum e conhecido, pouco se sabe sobre a relação entre as lapas e os seus epibiontes. A informação sobre a colonização das conchas destes gastrópodes por epibiontes está limitada ao trabalho de Fralick *et al.* (1985) que caracterizaram as algas presentes nas conchas de *Patella* spp. das ilhas do Faial e Pico nos Açores. Estes autores encontraram um total de vinte espécies entre elas, uma clorófita (*Codium adhaerens*) e poucas feófitas (*Halopteris filicina* e *H. scoparia*), sendo as rodófitas o grupo melhor representado. Eles ainda distinguiram três diferentes morfotipos de algas epibiontes, nomeadamente algas calcárias erectas, crostosas / aderentes, carnudas / foliosas e concluíram que a cobertura algal encontrada correspondia à flora presente no meio subtidal e intertidal circundante.

A flora algal dos Açores, inicialmente considerada pobre (190 espécies; Schmidt, 1931), conta actualmente com 368 espécies (56 Chlorophyceae, 75 Heterokontophyta (Phaeophyceae) e 237 Rhodophyceae), um número que quando comparado com outras regiões frias do Norte Atlântico, é significativamente elevado (Neto *et al.*, 2005). É uma flora caracterizada pela predominância de rodófitas, prevalecendo espécies de dimensões reduzidas a médias. Os grandes macrófitos castanhos estão ausentes e é muito elevado o número de algas filamentosas, sobretudo das divisões Rhodophyta e Heterokontophyta (Phaeophyceae). As crostas calcárias constituem comumente o primeiro estrato de coberto vegetal sobre o qual crescem as restantes espécies (Neto, 1997; Neto *et al.*, 2005; Wallenstein *et al.*, 2008a,b).

É de conhecimento geral que em todas as ilhas as conchas de lapas estão revestidas de coberto algal, sendo mesmo procuradas por ficologistas em investigações dirigidas a um determinado género ou grupo de algas (Neto, com. pess.). Contudo, e apesar desta importante epibiose, nunca foi efectuada uma investigação comparada ao epibiota das conchas de *Patella* spp. no arquipélago.

Este trabalho surge com o objectivo de colmatar essa lacuna e contribuir para avaliar padrões locais e regionais da epibiose presente nas conchas da espécie *P. aspera*. Tendo por base amostras provenientes das nove ilhas do arquipélago, pretende-se: (i) identificar os epibiontes presentes; (ii) caracterizar o nível de cobertura das conchas; (iii) testar a relação entre o número de *taxa* de epibiontes e o tamanho do basibionte; (iv) testar a relação entre a percentagem de cobertura da concha e o tamanho do basibionte; e (v) comparar a composição do epibiota em função da localização do basibionte nos diferentes grupos do arquipélago (separados por centenas de quilómetros), nas diferentes ilhas de cada grupo (separadas por dezenas de quilómetros) e entre locais da mesma ilha e grupo (separados por quilómetros). Para tal, partiu-se do princípio que: (i) quanto maior a concha das lapas, maior será o número de *taxa* de epibiontes; (ii) quanto maior a concha das lapas, maior será a sua percentagem de cobertura por epibiontes; e (iii) a composição do epibiota iria variar consoante as diferentes ilhas e locais estudados, mas não entre os grupos de ilhas.

2. Metodologia

2.1. Local de estudo

O arquipélago dos Açores situado no meio do oceano Atlântico, aproximadamente entre as coordenadas 37° – 40° N e 25° – 31° W, estabelece o limite norte da Macaronésia. Inclui nove ilhas vulcânicas e vários pequenos ilhéus organizados em três grupos (Ocidental, Central e Oriental, Fig. 1). O arquipélago está localizado numa região de temperaturas quentes, recebendo a influência das massas de ar com características tropicais, temperadas frias e mesmo polares. Devido a esta localização longe de qualquer continente, o clima é altamente influenciado pelo oceano, que é uma importante e permanente fonte de humidade (Brito, 1955; Instituto Hidrográfico, 1981). Todas as ilhas são expostas a ventos fortes que sopram frequentemente de Este e de Oeste (Chapman, 1954; Instituto Hidrográfico, 1981), sendo os mais fortes de sudoeste (Fernandes, 1985). De acordo com Fernandes (1985), os ventos de sudoeste, oeste e noroeste são dominantes no grupo oriental e central enquanto, que no grupo ocidental existe uma grande influência de ventos de sueste, este e nordeste. Para além disso, o arquipélago é afectado pela corrente do Golfo que transporta de forma muito eficiente água quente de origem equatorial e tropical, actuando como uma barreira contra as correntes de águas mais frias do norte. Este padrão resulta num regime de elevada salinidade, elevada temperatura e baixa concentração de nutrientes que é típico dos Açores (Santos *et al.*, 1995).

Todas as ilhas e ilhéus são formados por rochas vulcânicas (principalmente basalto) e na falta de plataforma continental apresentam uma extensão costeira restrita que facilmente atinge uma profundidade de 1000 m a apenas 2 ou 3 km da costa (Morton *et al.*, 1998). As rochas mais antigas estão presentes na ilha de Santa Maria e foram datadas para o Mioceno (6 – 8 milhões de anos) (Abdel-Monem *et al.*, 1975). Desde então, as ilhas têm sido alvo de formação contínua como resultado da actividade vulcânica da Dorsal Meso-Atlântica. Assim, cada ilha é um mosaico de rochas de diferentes idades tendo a maioria das ilhas entre três a um milhões de anos. A ilha mais recente é o Pico embora as rochas mais recentes tenham menos de sessenta anos nos Capelinhos na ilha do Faial (Azevedo *et al.*, 1991).

O litoral é de geomorfologia variável devido à sua formação vulcânica recente e em muitos lugares a costa é constituída por falésias altas e íngremes enquanto em outros o litoral é composto de grandes massas de rocha irregulares (Borges, 2004). As rochas mais vesiculares fornecem um grande número de fendas irregulares de diferentes tamanhos que abrigam uma fauna considerável e que fornecem um bom substrato para a fixação de algas. Os tipos menos

vesiculares são mais dependentes do crescimento de algas para a retenção de fauna. Algumas costas consistem numa camada de pedras arredondadas entre as quais areia grossa ou cascalho podem ser retidos e praias arenosas ocorrem em pouco número. A maioria da costa está exposta a uma forte ondulação, havendo poucos locais abrigados com excepção de algumas baías e portos. Mares extremamente revoltos ocorrem durante o inverno e mesmo durante o verão, as longas ondas geradas ao largo frequentemente chegam às ilhas (Wallenstein e Neto, 2006). As marés são semi-diurnas e de amplitude inferior a 2 m, mesmo em marés mortas extremas (Instituto Hidrográfico, 1981).

As zonas entre-marés exibem um padrão característico na distribuição das comunidades com diferentes espécies habitando os vários níveis da costa, de acordo com as adaptações aos períodos de alternância de maré. As comunidades intertidais dos Açores estão organizadas em três grandes zonas: (i) uma zona superior (pulverização e salpicos) dominada por litorinas (*Littorina striata* e *Melharaphe neritoides*), seguida de (ii) uma zona dominada por cracas (*Chthamalus stellatus*), e (iii) uma zona dominada por algas (Neto, 1992, 2000; Neto *et al.*, 2005; Wallenstein e Neto 2006). Esta última zona, dominada por algas, pode ser subdividida em três zonas principais. A zona superior é dominada por *Ulva* e sobrepõe-se ao limite inferior da zona de *C. stellatus* a cerca de $1,5 \pm 0,6$ m acima do nível da água na baixa-mar (Neto, 1992). A zona intermédia, a cerca de $1 \pm 0,5$ m acima do nível da água na baixa-mar, é dominada por algas em forma de musgo, podendo ocorrer ocasionalmente algas frondosas como *Fucus spiralis* e *Gelidium microdon* (Neto, 1992; Wallenstein e Neto, 2006). A zona mais baixa é dominada por algas frondosas de várias espécies e está situada no limite inferior da zona intertidal a cerca de $0,7 \pm 0,3$ m acima do nível da água na baixa-mar (Neto, 1992; Neto, 2000; Wallenstein e Neto, 2006). A organização da zona infralitoral (0 – 30 m) é menos nítida prevalecendo associações de várias espécies. Em São Miguel, por exemplo, a costa sul apresenta uma dominância de algas calcárias crescendo na forma de musgo até aos 5 m de profundidade. Entre este nível e os 20 m ocorrem normalmente espécies de feófitas como *Dictyota* e *Halopteris*. A níveis mais profundos dominam algas como *Zonaria*, *Stypopodium* e *Sphaerococcus* (Neto *et al.*, 2000; Wallenstein *et al.*, 2008a,b).

2.2. Amostragem e tratamento das amostras

Um total de 707 indivíduos de *P. aspera* foi colectado durante os meses de verão (Junho a Setembro) de 2011 e 2012 no âmbito do projecto PatelGene. As amostragens foram realizadas através de mergulho, aleatoriamente na zona de distribuição desta espécie em dois locais de

cada uma das nove ilhas do arquipélago dos Açores (Fig. 1). O critério para a escolha dos locais foi definido com base na presença de substrato rochoso e em vertentes opostas de cada ilha (e.g. costa norte / costa sul). Os indivíduos foram colectados manualmente com a ajuda de uma lapeira, congelados e transportados para o laboratório. O número de indivíduos colectados variou entre as ilhas e respectivos locais (Fig. 1).

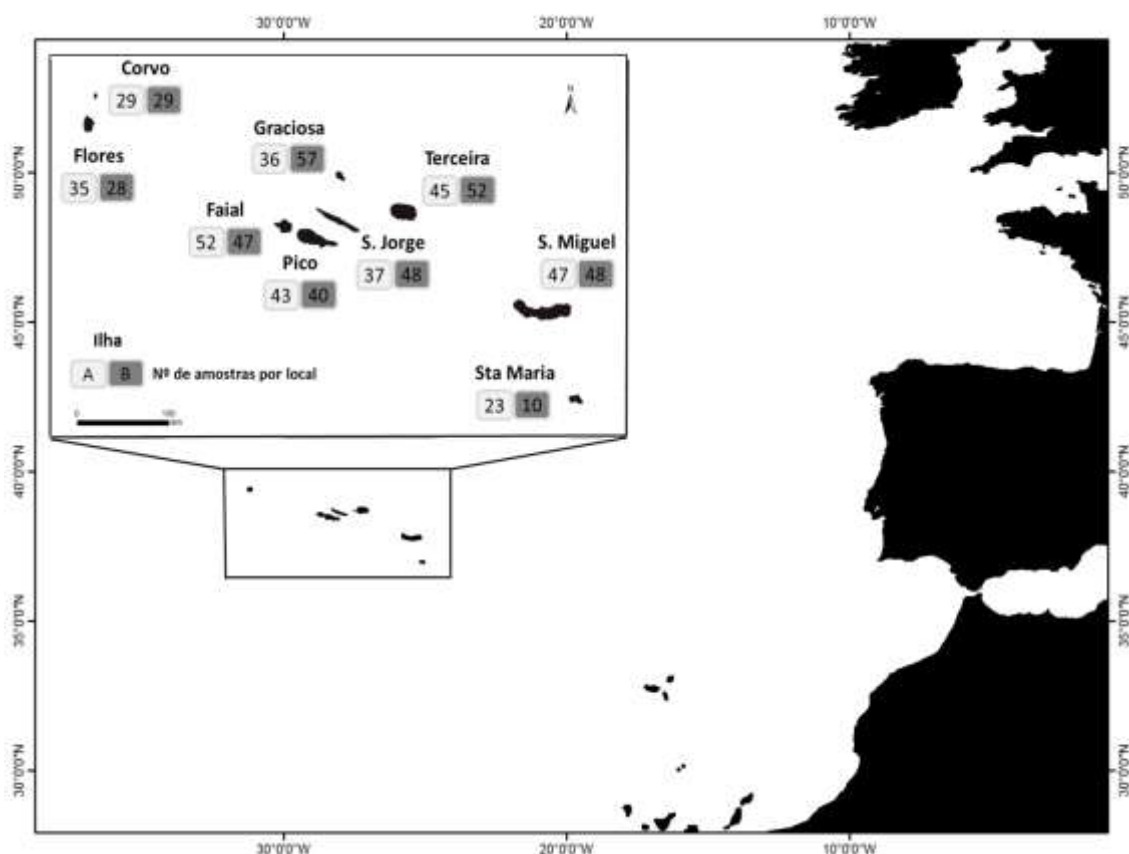


Figura 1 – Mapa e localização do arquipélago dos Açores mostrando o número de amostragens nos dois locais de cada ilha.

No laboratório, com recurso a uma pinça procedeu-se à separação do corpo dos indivíduos das suas conchas, sendo estas etiquetadas e congeladas para posterior análise do epibiota. Antes desta análise taxonómica, procedeu-se à determinação do comprimento total da concha seguindo a metodologia de Cabral (2007). As medições foram efectuadas com uma craveira e com aproximação de 0,01 centímetros. Todas as conchas partidas e que não eram da espécie em estudo (e.g. *P. candei*) foram rejeitadas.

Para a análise taxonómica do epibiota, as conchas foram hidratadas através da imersão em água doce. Com o auxílio de uma pinça procedeu-se à extracção de todos os possíveis *taxa* presentes sobre a concha e para minimizar erros, este trabalho foi efectuado à lupa (Leica

Zoom 2000). Posteriormente, procedeu-se à identificação das várias espécies com o auxílio de um microscópio óptico (ZEISS Imager A1 AX10) e de chaves dicotómicas e guias de identificação (Dixon e Irvine, 1977; Lawson e John, 1982; Irvine, 1983; Fletcher, 1987; Burrows, 1991; Maggs e Hommersand, 1993; Irvine e Chamberlain, 1994; Afonso-Carrillo e Sansón, 1999; Brodie *et al.*, 2007), seguindo-se a nomenclatura de Guiry e Guiry (2013). Quando necessário, foram seleccionadas pequenas secções de indivíduos para a identificação de características diagnosticantes. Para os *taxa* de difícil diagnose que requerem estar maduros sexualmente para uma identificação positiva, optou-se por um agrupamento em grupos funcionais (*e.g.* filamentosas vermelhas). Para além dos epibiontes algais, identificaram-se os epibiontes animais presentes nas conchas (*e.g.* cracas, lapas e quítones) e registou-se a percentagem de cobertura da superfície da concha pelo conjunto dos epibiontes.

2.3. Análise de dados

A relação entre o número de *taxa* de epibiontes e a percentagem de cobertura da superfície da concha com o comprimento da concha do basibionte (cm) foram examinadas através de correlações. A estas foram aplicadas linhas de tendência que mais se ajustavam aos dados.

Um desenho hierárquico foi utilizado para testar diferenças e medir a variância à escala dos grupos (variabilidade entre grupos separados por centenas de quilómetros), à escala das ilhas (variabilidade entre ilhas separadas por dezenas de quilómetros aninhadas no grupo correspondente) e à escala dos locais (variabilidade entre locais separados por quilómetros aninhados na ilha e grupo correspondente). Este desenho hierárquico aninhado permite que a variação seja independentemente dividida nas três escalas espaciais (grupos, ilhas e locais) e que as hipóteses sejam testadas para cada escala espacial (Underwood e Chapman, 1996).

O comprimento total das conchas nas diferentes escalas estudadas foi examinado através de uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA; Anderson, 2001) baseada nas distâncias euclidianas. Este teste incorporou um desenho hierárquico com os seguintes factores: grupo de ilhas (factor aleatório, 3 níveis: Oriental, Central e Ocidental), ilha (factor aleatório, 9 níveis aninhados no grupo correspondente) e local (factor aleatório, 2 níveis aninhados na ilha e grupo correspondente). Antes desta, uma análise multivariada permutacional da dispersão (PERMDISP; Anderson, 2004), também baseada nas distâncias

euclidianas, foi utilizada para testar a heterogeneidade das variâncias e não foram necessárias nenhuma transformação dos dados ($p > 0,05$).

A composição do epibiota presente nas conchas de *P. aspera* nas diferentes escalas estudadas foi examinada através da análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA; Anderson, 2001), mas desta vez baseada nas medidas de similaridade Bray-Curtis. Este teste incorporou um desenho hierárquico igual ao precedente utilizado para o comprimento das conchas, mas para standardizar os dados para os diferentes comprimentos do basíbio entre as ilhas / locais (cf. Fig. 2 e Tabela 1) e excluir a possibilidade de interferência na análise, usou-se o comprimento da concha (cm) como co-variável.

As análises PERMANOVA foram usadas, pois combinam o melhor dos testes estatísticos tradicionais (ANOVA designs) e métodos não paramétricos multivariados flexíveis. É portanto um teste baseado em dissimilaridades simétricas ou medidas de distância proporcionando valores de probabilidade através de adequados métodos de permutação. Quanto maior o número de permutações possíveis, mais forte é o resultado do teste (Wallenstein *et al.*, 2009).

Para facilitar a visualização dos resultados obtidos pela PERMANOVA para a composição do epibiota, foi aplicada a ordenação multidimensional não métrica (MDS; Clarke e Warwick, 1994) baseada na matriz de similaridade Bray-Curtis. A ordenação foi obtida pela representação dos centróides dos 18 locais das respectivas ilhas e grupos num gráfico bidimensional, e a separação dos pontos no diagrama indica o seu grau de similaridade. Estes pontos foram posteriormente rotulados com a sua informação geográfica para facilitar a interpretação. Nesta representação, um stress igual a zero, significa uma representatividade gráfica perfeitamente equilibrada. Valores de stress superiores a 0,2 indicam restrições na distribuição espacial dos pontos que por sua vez dificultam a sua interpretação (Clarke e Warwick, 1994).

Todas as análises foram realizadas em dados não transformados, usando o programa PRIMER v6.0 (Clarke e Gorley, 2006) e 999 permutações. Para todas o nível de significância estatística adoptado foi 0,05.

3. Resultados

3.1. Biometria das lapas

Num total de 707 conchas de lapas amostradas verificou-se variabilidade no seu comprimento total médio (cm) entre grupos, ilhas e locais. Em média (\pm EP), conchas de maiores dimensões foram encontradas na ilha Graciosa (Local A = $5,93 \pm 0,11$ cm; Local B = $4,61 \pm 0,12$ cm) e S. Jorge (Local A = $5,79 \pm 0,13$ cm; Local B = $4,62 \pm 0,10$ cm), enquanto as conchas de menores dimensões ocorreram nas ilhas Flores (Local A = $3,34 \pm 0,08$ cm), Terceira (Local A = $3,14 \pm 0,09$ cm; Local B = $2,92 \pm 0,07$ cm) e Sta. Maria (Local B = $2,73 \pm 0,26$ cm) (Fig. 2).

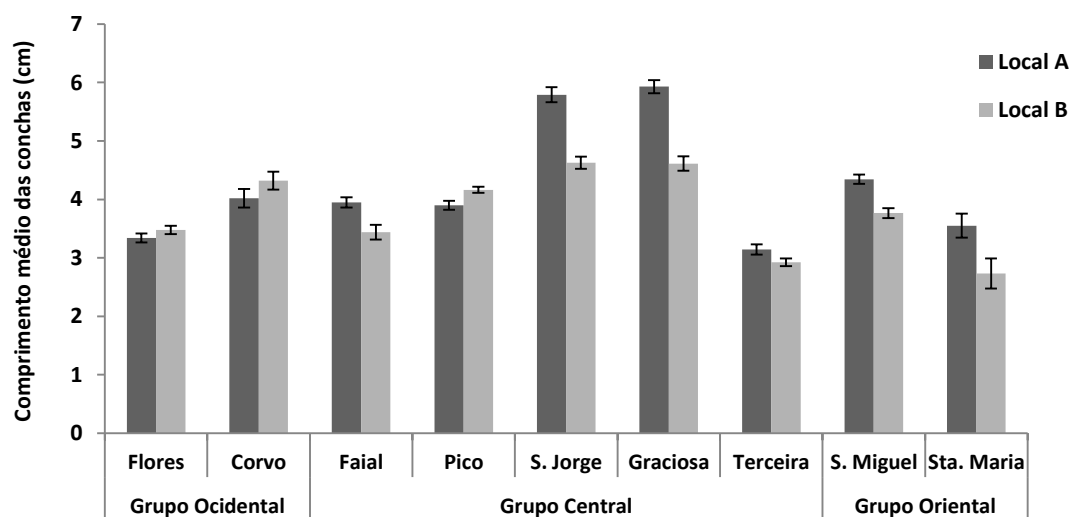


Figura 2 – Comprimento médio (\pm EP) das conchas (cm) de acordo com o grupo, a ilha e o local de amostragem (n = 707).

A análise efectuada aos comprimentos das lapas revelou diferenças significativas para duas das três escalas consideradas neste estudo, nomeadamente entre as ilhas do mesmo grupo ($p < 0,001$; Tabela 1) e entre locais da mesma ilha e grupo ($p < 0,05$; Tabela 1). Não foram encontradas diferenças significativas entre os grupos ($p > 0,05$; Tabela 1).

Tabela 1 – Análise PERMANOVA comparando o comprimento das conchas nas diferentes escalas hierárquicas: grupos de ilhas (factor aleatório, 3 níveis), ilha (factor aleatório, 9 níveis aninhados no grupo) e local (factor aleatório, 2 níveis aninhado na ilha e grupo). Baseada nas distâncias euclidianas. GL – graus de liberdade; QM – quadrados médios.

| Fonte | GL | QM | F | P |
|----------------------|-----|-------|-------|-------|
| Grupo | 2 | 21,61 | 0,46 | 0,65 |
| Ilha (Grupo) | 6 | 63,45 | 6,38 | 0,02 |
| Local (Ilha (Grupo)) | 9 | 9,93 | 21,93 | 0,001 |
| Residual | 689 | 0,45 | | |
| Total | 706 | | | |

3.2. Comunidade epibiótica encontrada na concha das lapas

No total das amostras analisadas, provenientes de todas as ilhas do arquipélago dos Açores, foi encontrado um total de 191 *taxa* diferentes de epibiontes (lista global no Apêndice I). O grupo de epibiontes com maior representatividade foi o das algas com 186 *taxa* enquanto a componente de epibiontes animal foi muito reduzida com apenas cinco *taxa* (Fig. 3). Dentro das algas foi encontrada uma maior representatividade de rodófitas (Rhodophyta) com 112 *taxa*, seguindo-se as clorófitas (Chlorophyta) com 36, as feófitas (Heterokontophyta, Phaeophyceae) com 26, as cianófitas (Cyanophyta) com 11 e as diatomáceas (Heterokontophyta, Bacillariophyceae) com apenas um *taxon* (Fig. 3).

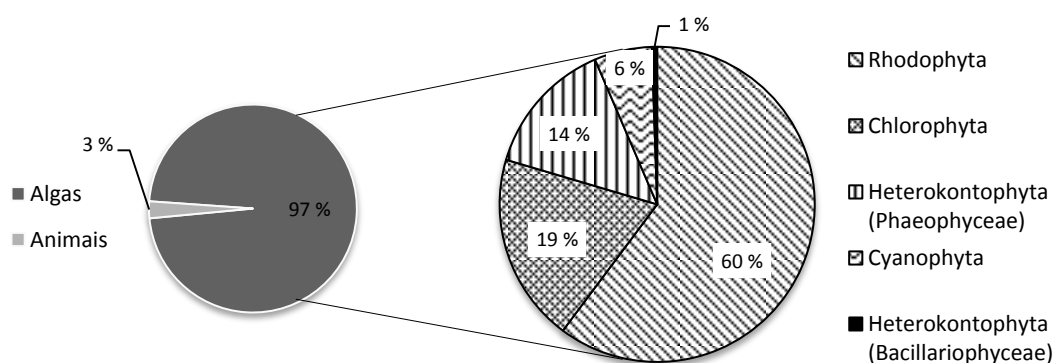


Figura 3 – Representatividade (%) dos grupos de epibiontes (esquerda) e dos diferentes grupos algais (direita) identificados nas conchas de *P. aspera* (n = 707).

No global, os *taxa* com maior nível de ocorrência foram algas calcárias incrustantes como *Lithothamnion* (54,17 %), algas cartilaginosas como *Gelidium* (41,30 %), algas filamentosas como *Ceramium rubrum* (38,47 %) e *Polysiphonia denudata* (33,09 %) e algas calcárias erectas

como *Jania* (35,50 %) (Fig. 4). A componente epibiótica animal foi sempre muito reduzida (inferior a 10 %) dentro da qual os *taxa* mais comuns foram as cracas (Cirripedia - 8,63 %), seguindo os hidrozoários (Hydrozoa - 5,37 %), os quítones (Polyplacophora - 0,57 %), as lapas (*Patella* - 0,28 %) e as esponjas (Porifera - 0,14 %).

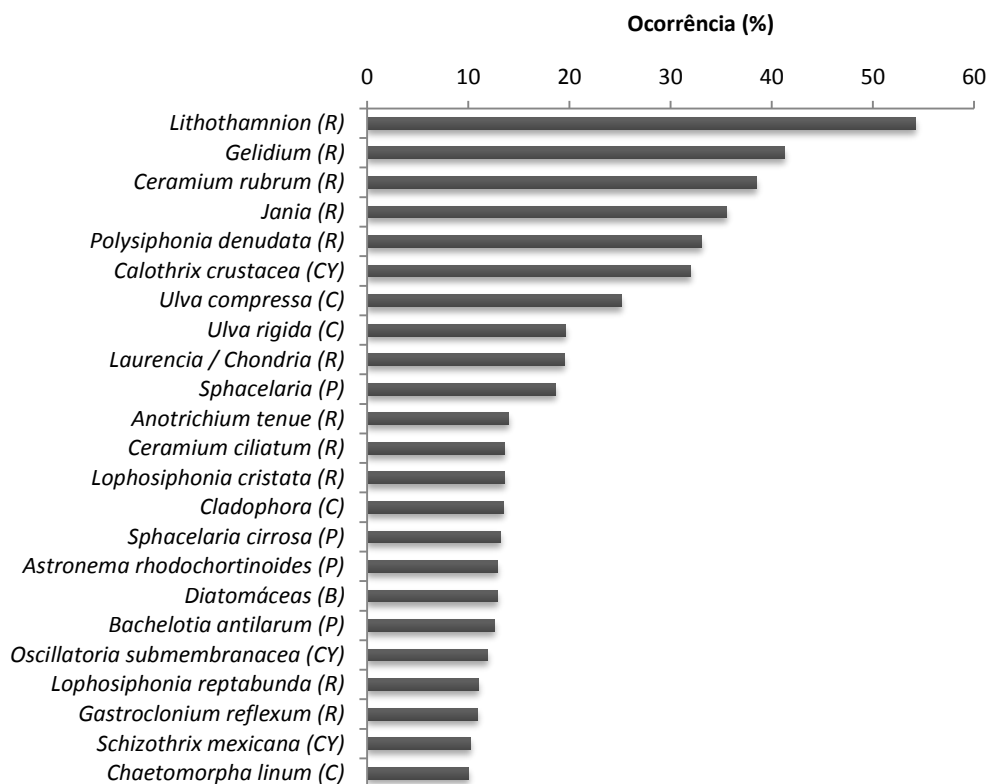


Figura 4 – Ocorrência (%) dos diferentes *taxa* de epibiontes encontrados na concha de *P. aspera*. Cut-off de 10 % (n = 707). R – Rhodophyta; C – Chlorophyta; P – Heterokontophyta, Phaeophyceae; CY – Cyanophyta; B – Heterokontophyta, Bacillariophyceae.

3.3. Efeito do comprimento da concha na comunidade epibiótica

A análise comparativa entre o número de *taxa* presentes e o comprimento da concha (cm) revelou uma relação positiva e altamente significativa ($R = 0,58$; G.L = 705; $p < 0,001$). Ou seja, quanto maior o comprimento da concha (cm), maior o número de *taxa* de epibiontes presentes em cima da mesma (Fig. 5). O número médio (\pm EP) de *taxa* encontrados foi de $8.01 \pm 0,15$ *taxa* por indivíduo variando entre 0 e 25.

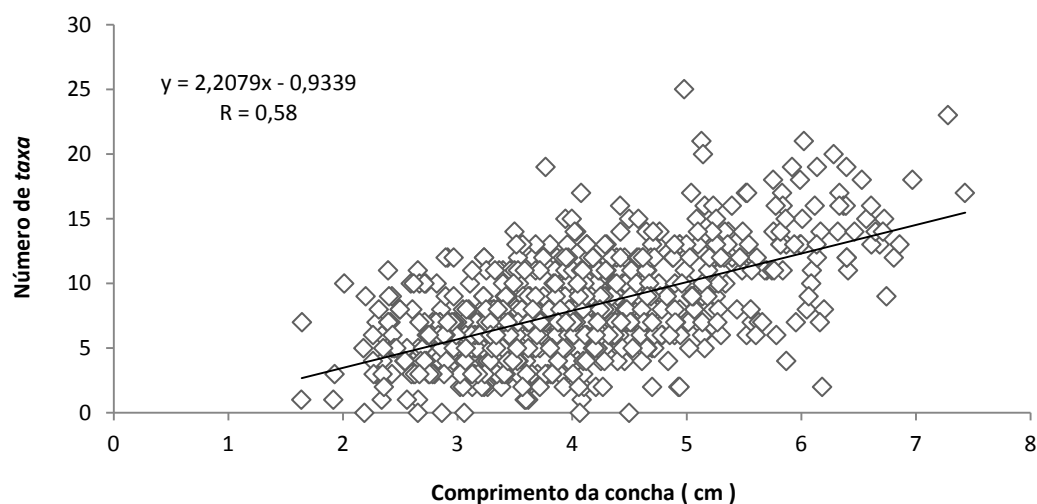


Figura 5 – Correlação entre o número de *taxa* de epibiontes presentes na concha e o comprimento da mesma (cm), com representação da linha de tendência do tipo linear (n = 707).

Foi também encontrada uma relação positiva e altamente significativa ($R = 0,30$; G.L = 704; $p < 0,001$) entre a percentagem de cobertura da concha e o seu comprimento (cm). Ou seja, quanto maior o comprimento da concha (cm), maior a percentagem de cobertura da sua superfície por epibiontes (Fig. 6). A média (\pm EP) de cobertura situou-se nos $80,01 \pm 0,86$ % enquanto, apenas 72 indivíduos (10,18 %) apresentaram uma cobertura de epibiontes inferior a 50 % da superfície concha incluindo somente cinco indivíduos (0,71 %) que apresentavam conchas completamente nuas de epibiontes.

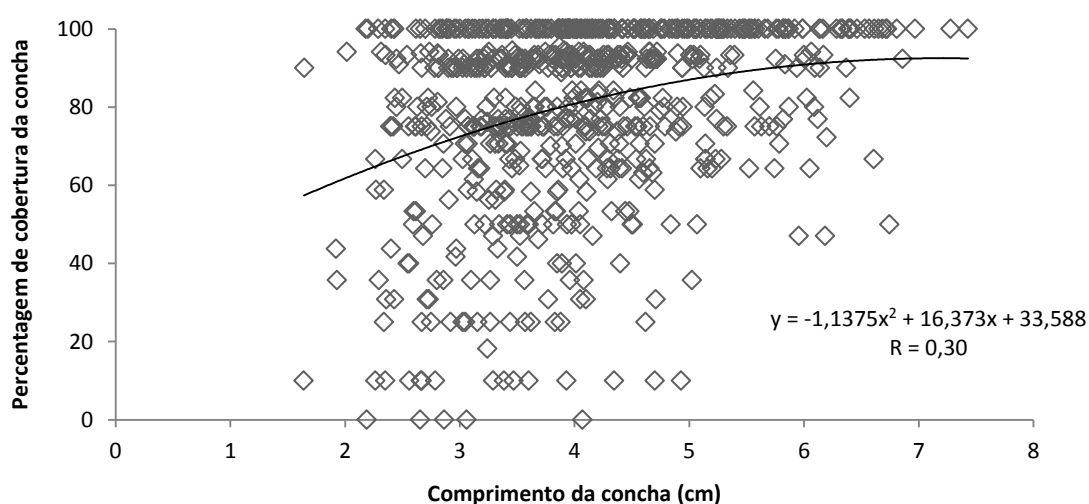


Figura 6 – Correlação entre a percentagem de cobertura da superfície da concha e o comprimento da mesma (cm), com representação da linha de tendência do tipo polinomial (n = 707).

3.4. Variação espacial da composição do epibiota

A análise ao global dos dados revelou diferenças significativas na composição e estrutura do epibiota para duas das três escalas consideradas neste estudo, nomeadamente entre as ilhas do mesmo grupo ($p < 0,001$; Tabela 2) e entre locais da mesma ilha e grupo ($p < 0,001$; Tabela 2). Não foram encontradas diferenças significativas entre os grupos ($p > 0,05$; Tabela 2).

As estimativas da variância mostraram que, apesar da semelhança entre ilhas do mesmo grupo e locais da mesma ilha e grupo, um padrão de aumento da variação com a diminuição da escala espacial foi observado. A variação residual, indicando a heterogeneidade entre indivíduos (lapas), foi maior que a variação a qualquer outra escala espacial (Tabela 2).

Tabela 2 – Análise PERMANOVA comparando a composição do epibiota nas diferentes escalas hierárquicas: grupos de ilhas (factor aleatório, 3 níveis), ilha (factor aleatório, 9 níveis aninhados no grupo) e local (factor aleatório, 2 níveis aninhado na ilha e grupo). Baseada nas medidas de similaridade Bray-Curtis e no comprimento da concha (cm) como co-variável. Foram incluídas as estimativas de variância para cada escala. GL – graus de liberdade; QM – quadrados médios.

| Fonte | GL | QM | Pseudo-F | P (perm) | Estimativas de variância |
|----------------------------|-----|-------|----------|----------|--------------------------|
| Comprimento da concha (cm) | 1 | 90396 | 2,76 | 0,001 | 81,45 |
| Grupo | 2 | 71043 | 1,32 | 0,23 | 96,07 |
| Ilha (Grupo) | 6 | 53408 | 2,70 | 0,001 | 465,32 |
| Local (Ilha (Grupo)) | 9 | 19505 | 11,10 | 0,001 | 473,17 |
| Residual | 688 | 1757 | | | 1756,60 |
| Total | 706 | | | | |

A representação gráfica da ordenação multidimensional não métrica (MDS) indicou um baixo valor de stress (0,14), equivalente a uma distribuição bidimensional clara (Fig. 7). O diagrama de ordenação mostra uma separação entre as diferentes ilhas e locais, mas não existem evidências para a separação entre os grupos. Várias ilhas (Flores, Corvo, S. Jorge, Terceira e Sta. Maria) apresentaram comunidades epibióticas mais semelhantes em ambos os locais (A e B) enquanto, o resto das ilhas mostraram uma separação mais clara (Fig. 7).

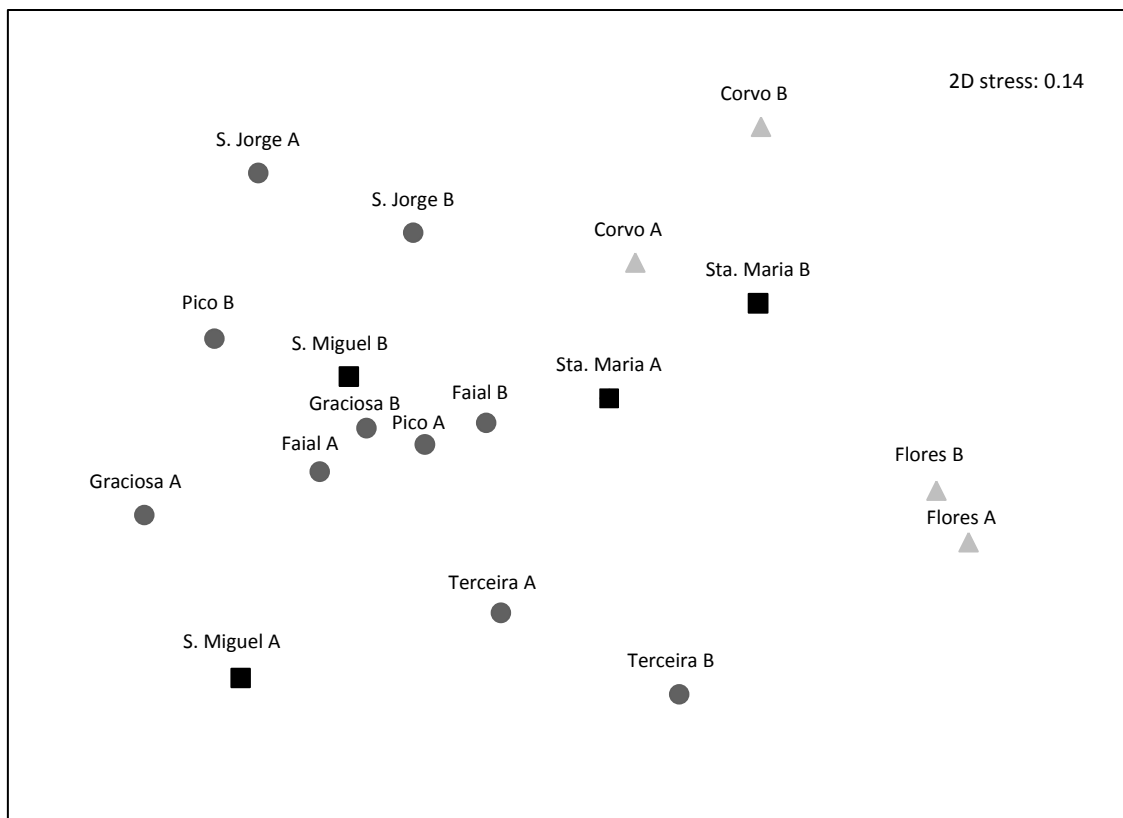


Figura 7 – Ordenação MDS representando a composição do epibiota presente nas conchas. Cada ponto representa o centróide para o respectivo local dentro da mesma ilha e grupo (A: local A; B: local B). Triângulos cinzento claro referem-se a ilhas e locais constituintes do grupo ocidental, círculos cinzento escuro aos do grupo central e quadrados pretos aos do grupo oriental.

4. Discussão

A presença de uma comunidade epibiótica na concha de lapas (*Patella* spp.) nos Açores foi primeiramente descrita por Fralick *et al.* (1985), mas tem recebido pouca atenção. Esta é uma tendência que se verifica noutras regiões onde, apesar de ser conhecida são apenas comuns estudos do epibiota em outros invertebrados (*e.g.* caracóis marinhos: Creed, 2000; Vasconcelos *et al.*, 2007; Wernberg *et al.*, 2010; vieiras: Cerrano *et al.*, 2006; Borzykh e Zvereva, 2012; quítones: Connelly e Turner, 2009; caranguejos ermitas: Williams e McDermott, 2004; Ayres-Peres e Mantelatto, 2010) e raros ou ausentes os trabalhos dirigidos a *Patella* spp. como hospedeiro.

Devido à natureza facultativa da epibiose (Wahl e Mark, 1999), o epibiota presente em conchas representam amostras das comunidades locais e estudos sobre os padrões espaciais deste epibiota podem ser informativos de processos locais e regionais envolvidos na estrutura da comunidade em geral, bem como do epibiota especificamente (Wernberg *et al.*, 2010). Neste contexto, o presente trabalho colmata uma lacuna importante e fá-lo de modo hierárquico e abrangente. Mais ainda, ao fazê-lo contribui para aumentar o conhecimento da flora algal de um sistema caracterizado pela presença de habitats naturalmente fragmentados e isolados, como é o caso das ilhas da Macaronésia (*e.g.* Tuya e Haroun, 2006).

4.1. Comunidade epibiótica encontrada na concha das lapas

Como tem sido observado, as conchas de invertebrados marinhos e principalmente as conchas de moluscos (revisão de Wahl, 2010), criam um espaço de substrato duro disponível para o estabelecimento e crescimento de uma ampla gama de organismos sésseis. A elevada diversidade de *taxa* encontrados no presente estudo para a concha de *P. aspera* (total de 191 *taxa*) comprova isso. Comparativamente ao estudo anterior dirigido ao mesmo basibionte nos Açores que reportava apenas 20 espécies (Fralick *et al.*, 1985), o presente estudo adiciona um elevado número de *taxa*, elevando o valor das conchas de *P. aspera* como habitat para outros organismos bentónicos.

A clara dominância das algas face à pouca representação animal (*cf.* Fig. 3) já era esperada, uma vez que as algas em geral têm sido propostas como o grupo melhor representado em termos de epibiontes (revisão de Wahl, 2010). Para além disso, esta grande discrepância pode reflectir o que Ayres-Peres e Mantelatto (2010) observaram sobre a ocupação das conchas do gastrópode, *Loxopagurus loxochelis*, com um grande número de

briozoários. Estes autores relacionaram esta ocupação com a elevada incidência deste epibionte no ambiente circundante, tal como acontece com as algas nos Açores que exercem grande pressão de colonização sobre a estreita faixa costeira que caracteriza o subtidal das ilhas. Nos Açores este fenómeno está muito relacionado com a sobre-exploração das lapas (Martins *et al.*, 1987). Sendo estas fundamentais herbívoros que desempenham um papel importante na regulação do equilíbrio ecológico, a sua sobre-exploração resulta num crescimento exagerado do musgo algal e na consequente cobertura de todo o espaço livre, deixando muito poucos espaços nus para a colonização por animais sésseis (Neto *et al.*, 2005). Tendo em conta a quase ausência de controlo por parte das lapas, é normal que se tenha encontrado uma grande quantidade de epibiontes algais, fazendo da epibiose um fenómeno de colonização alternativa e uma estratégia viável de sobrevivência. Isto porque uma vez estabelecidas em conchas de lapas, as algas ficam protegidas da sua própria herbivoria bem como da herbivoria por outras lapas (Martins com. pess). Não obstante à baixa quantidade de lapas nos Açores, isso também pode estar relacionado, e de certa forma apoiado, com o pouco número de lapas (apenas duas) encontradas neste estudo como epibiontes.

Dentro das algas a maior representatividade de rodófitas em comparação a clorófitas, a feófitas, a cianófitas e a diatomáceas (*cf.* Fig. 3), já era esperada uma vez que as rodófitas têm sido propostas como os epibiontes mais comuns encontrados (revisão de Wahl, 2010). Para além disso, está em concordância com o reportado por Fralick *et al.* (1985) que encontraram uma maior proporção de rodófitas em relação a feófitas e clorófitas como epibiontes de *Patella* spp. em duas ilhas dos Açores. Vai igualmente de encontro ao descrito para os Açores e outras regiões temperadas quentes do Norte Atlântico que reportam a predominância das rodófitas sobre os restantes grupos de macroalgas (Tittley, 2002; Neto *et al.*, 2005).

A análise global aos *taxa* encontrados revelou ser a crosta *Lithothamnion* o *taxa* mais comum (*cf.* Fig. 4). Esta crosta encontrava-se cobrindo a generalidade das conchas como um primeiro estrato sobre o qual cresciam outros organismos. Este resultado vai de encontro ao que está descrito para os Açores onde é comum as crostas calcárias constituírem o primeiro estrato na distribuição do biota algal da zona submersa e limite inferior do intertidal (Neto, 1997; Neto *et al.*, 2005; Wallenstein *et al.*, 2008a,b). Outros *taxa* frequentes foram *Gelidium*, *Ceramium rubrum*, *Jania* e *Polysiphonia denudata* (*cf.* Fig. 4), todos reportados anteriormente como comuns ou pelo menos presentes na zona intertidal inferior e submersa pouco profunda do arquipélago (Neto, 1997). Estes resultados apoiam a ideia da natureza facultativa da epibiose, e uma vez mais, estão de acordo com o estudo de Fralick *et al.* (1985) pois estes

autores também relataram a semelhança da epiflora encontrada nas suas lapas (*Patella* spp.) em relação ao encontrado no ambiente circundante.

4.2. Efeito do comprimento da concha na comunidade epibiótica

Em ecologia, a hipótese espécie-área é uma relação reconhecida desde o início do séc. XX. Ela defende que em maiores áreas existem mais espécies, visto que estão associadas a condições mais estáveis, a mais barreiras e habitats heterogêneos que promovem a especiação e levam ao estabelecimento de maiores e mais diversificadas populações (MacArthur e Wilson, 1967; Canning-Clode e Wahl, 2010).

Apesar de estarmos a testar áreas de pequena escala esta teoria é corroborada pelos resultados deste trabalho uma vez que foi encontrada uma relação positiva altamente significativa entre o número de *taxa* presente na concha e o comprimento da mesma (cm) (cf. Fig. 5). O mesmo foi reportado por Wernberg *et al.* (2010) no seu estudo sobre a riqueza específica do epibiota do gastrópode *Turbo torquatus* em recifes australianos. Para além desta relação, foi também encontrada uma relação positiva e altamente significativa entre a percentagem de cobertura da superfície da concha e o comprimento da mesma (cm) (cf. Fig. 6), semelhante ao encontrado por outros autores. Warner (1997) que examinou a ocorrência de epifauna nas conchas de *Littorina littorea* na costa norte de Southampton, observou um maior nível de incrustação em conchas maiores comparativamente às mais pequenas. Vasconcelos *et al.* (2007) que descreveram a colonização das conchas de *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* por poliquetas na Ria Formosa (Algarve), também encontraram uma relação positiva entre a sua incrustação por poliquetas e comprimento da sua concha.

Ambas as relações encontradas no presente estudo estão relacionadas com o já defendido pelos estudos acima mencionados. As conchas maiores correspondem a indivíduos mais velhos e que estiveram mais tempo expostas à colonização por epibiontes. Assim, é natural que para além de proporcionarem maior área para o estabelecimento de um maior número de espécies, conchas mais velhas proporcionam igualmente um maior tempo para o estabelecimento de epibiontes, aumentando assim a sua cobertura. Como tal, o factor do comprimento (área) e o factor idade (mais tempo de exposição) estão directamente relacionados e podem estar a actuar em conjunto.

Importante realçar que a grande acumulação de epibiota encontrada neste estudo e que resultou numa elevada percentagem de cobertura das conchas (cf. Fig. 6), pode ser encarada

como um reflexo da actual falta de substrato disponível para colonização que caracteriza o subtidal dos Açores muito por culpa da já falada sobre-exploração das lapas (Neto *et al.*, 2005). Já a total ausência de epibiontes em apenas cinco indivíduos poderá reflectir distúrbios como a herbivoria (Wahl e Sonnichsen, 1992) e a abrasão associada a elevado hidrodinamismo (Abbott e Bergey, 2007).

4.3. Variação espacial da composição do epibiota

No presente estudo não foram encontradas diferenças na composição do epibiota entre os três grupos de ilhas (separados por centenas de quilómetros, *cf.* Fig. 7 e Tabela 2). Este resultado está em concordância com o que se conhece para a flora algal do litoral dos Açores que, apesar de diferenças locais, não apresenta grandes diferenças no global do arquipélago (Tittley e Neto, 1995). Este mesmo padrão foi encontrado por Vroom e Page (2006) que, apesar da variação em condições oceanográficas (temperatura), não encontraram diferenças na abundância de macroalgas ao longo das ilhas do Noroeste Havaiano separadas por centenas de quilómetros. No entanto, os resultados aqui obtidos contrastam com o padrão encontrado por Tribollet e Vroom (2007) que propuseram que as diferenças encontradas na abundância entre os grupos de ilhas do Norte e do Sul do arquipélago das ilhas Marianas podem estar relacionadas com diferentes condições oceanográficas, nomeadamente meteorológicas (tempestades e tufões) entre estes grupos de ilhas.

Considerando a posição geográfica e a pouca variação latitudinal (cerca de dois graus, *cf.* Fig. 1), o clima e as condições meteorológicas e oceanográficas dos Açores associadas à influência da corrente do Golfo (temperatura e nutrientes), não é de estranhar o resultado aqui obtido. Estes factores actuam à escala regional e sendo semelhantes ao longo de todo o arquipélago pode-se expectar que os Açores constituem um habitat bastante uniforme. Como tal, estes não se fizeram sentir de forma significativa na composição do epibiota entre grupos de ilhas.

Ao diminuir a escala espacial, o aumento encontrado na variabilidade, bem como as diferenças significativas na composição do epibiota entre ilhas dentro de um mesmo grupo (separadas por dezenas de quilómetros, *cf.* Fig. 7 e Tabela 2), vai de encontro ao descrito por Martins *et al.* (2008) no seu trabalho sobre a estrutura de comunidades intertidais nas várias ilhas dos Açores. Estes autores propuseram que as diferenças observadas estavam relacionadas a diferentes padrões das correntes oceânicas que resultavam em diferentes

padrões de recrutamento entre as ilhas. Também, no arquipélago das Canárias, Tuya e Haroun (2006) reportaram diferenças na distribuição subtidal de grupos algais entre ilhas deste arquipélago e relacionaram-nas com possíveis diferenças à escala regional de temperatura e do efeito de afloramento costeiro. Esta não é provavelmente a situação dos Açores que, ao contrário das Canárias, não sofrem a influência do sistema de afloramento costeiro. Contudo, a diferente idade entre as ilhas dos Açores pode ser um factor a considerar. Borges (1999) num trabalho sobre a riqueza em espécies de artrópodes em algumas ilhas dos Açores mostrou valores mais elevados de riqueza em espécies indígenas e endémicas na ilha mais antiga (Santa Maria) e valores mais baixos na ilha mais recente (Pico), embora esta relação esteja ainda por explorar nos mares dos Açores.

Ainda à escala das ilhas, outro factor a considerar pode ser a influência de actividades antropogénicas como a sobre-exploração do basibionte em estudo (Martins *et al.*, 1987). Tendo em conta a sua função reguladora da comunidade (Neto *et al.*, 2005), a natureza da exploração com diferentes níveis de apanha nas várias ilhas (Hawkins *et al.*, 2000) pode ser uma possível causa para explicar eventuais diferenças na comunidade entre as várias ilhas que se reflectiram no epibiota, e também as diferenças encontradas nos tamanhos deste gastrópode em cada ilha (*cf.* Fig. 2 e Tabela 1).

Em geral, quanto menor a escala de variação espacial, maior é a variabilidade encontrada resultante de inúmeras interações complexas entre vários processos físicos e biológicos locais, como a própria heterogeneidade do habitat (Fraschetti *et al.*, 2005). No entanto, ao analisar a menor escala espacial considerada nesse estudo, a magnitude das diferenças à escala dos locais da mesma ilha e grupo (separados por quilómetros) demonstrou-se semelhante à encontrada na escala da ilha do mesmo grupo. Pode-se então concluir que os factores que actuam a estas duas escalas têm semelhante importância para os padrões encontrados (*cf.* Tabela 2). Apesar da similaridade em alguns locais, as diferenças significativas encontradas para a composição do epibiota à escala dos locais (*cf.* Fig. 7 e Tabela 2) também não foram surpreendentes, já que Neto (1992, 2001) tinha reportado diferenças nos povoamentos algais de costas opostas da ilha de São Miguel (Açores), relacionando-as com a diferente exposição dessas costas à acção das ondas. Também, Tuya e Haroun (2006) reportam diferenças na distribuição espacial de grupos algais do subtidal entre locais dentro das ilhas do arquipélago das Canárias. Estes autores apontaram como possíveis causas de variação processos que podem envolver complexas interações entre processos físicos (*e.g.* atributos do habitat) e processos biológicos (*e.g.* competição e predação). Como tal, pode-se especular que todos estes factores referidos possam explicar alguma da variação aqui

encontrada, pois são intrínsecos a qualquer local à escala considerada neste estudo. Além disso, Wallenstein e Neto (2006) num estudo sobre a descrição e classificação de biótopos intertidais concluíram que as características do habitat (nomeadamente a tipologia do substrato) constituíam um factor que influencia as comunidades litorais nos Açores.

Outro factor que a esta escala também poderá estar relacionado, é o padrão de geomorfologia costeira nas ilhas que produz diferentes efeitos locais das correntes à volta das mesmas (Santos e Pinho, 2005). Nomeadamente, diferentes efeitos locais das correntes oceânicas associados a baías ou penínsulas são conhecidos como susceptíveis de alterar as comunidades locais por causarem alteração na dispersão larval e nos padrões de recrutamento. Outro factor possível é a já referida sobre-exploração de lapas que para além de ter sido reportada como diferente entre ilhas e também diferente dentro de cada ilha em função do grau de exposição da costa (Hawkins *et al.*, 2000). Estes diferentes níveis de apanha, tanto entre ilhas como entre locais, podem ser uma das causas principais para a variabilidade e diferença significativa encontrada nos tamanhos das lapas entre ilhas do mesmo grupo e locais da mesma ilha e grupo (*cf.* Fig. 2 e Tabela 1). Quanto maior a apanha num certo local ou ilha, menores serão os tamanhos médios das lapas neles existentes.

5. Considerações finais

A epibiose é um fenómeno muito comum no ambiente marinho e embora existam muitos estudos que descrevem milhares de associações epibióticas, poucos ou nenhuns descrevem associações entre as lapas e os seus epibiontes, como o presente.

As lapas apesar de um importante efeito de regulação do equilíbrio ecológico através da herbivoria (efeito *Top-down*), as suas conchas representam um substrato duro e uma alternativa viável de sobrevivência para uma grande abundância e riqueza em *taxa* de epibiota (efeito *Bottom-up*). Este epibiota parece reflectir ainda o ambiente circundante às conchas reforçando a ideia de que a epibiose é um fenómeno facultativo. O número de *taxa* e a percentagem de cobertura pelo epibiota aumentaram com o aumento do comprimento da concha do basibionte. Estudos posteriores dirigidos ao estudo do efeito do factor comprimento e do factor idade em separado (*e.g.* Guenther *et al.*, 2006) são recomendados, para complementar o presente e fornecer uma visão abrangente de todos os processos envolvidos nesta epibiose. A composição do epibiota nas diferentes escalas espaciais pareceu responder a diferentes factores já reportados como importantes na estrutura de comunidades rochosas em outras regiões geográficas e no arquipélago dos Açores. Nomeadamente, a idade das ilhas e diferentes padrões de recrutamento, processos físicos e biológicos intrínsecos e factores antropogénicos como a sobre-exploração, enquanto o clima e as condições oceanográficas e meteorológicas parecem não contribuir significativamente para as diferenças.

Estudos futuros que avaliem a influência dos factores propostos, a epibiose ao nível do indivíduo, e que façam a amostragem numa faixa costeira mais selectiva e durante o mesmo ano com o objectivo de reduzir alguma possível interferência nas análises de pequenos padrões de zonação subtidal como possíveis variações inter-anuais das comunidades epibióticas, são recomendados.

Referências bibliográficas

- Abbott, L.L., Bergey, E.A., 2007. Why are there few algae on snail shells? The effects of grazing, nutrients and shell chemistry on the algae on shells of *Helisoma trivolvis*. *Freshw. Biol.* 52, 2112 – 2120.
- Abdel-Monem, A., Fernandez, L.A., Boone, G.M., 1975. K-Ar ages from the eastern Azores group (Santa Maria, S. Miguel and the Formigas Islands). *Lithos* 8, 247 – 254.
- Afonso-Carrillo, J.A., Sansón, M., 1999. Algas, hongos y Fanerógamas Marinas de las Islas Canarias. Clave Analítica. Servicios de Publicaciones, Universidad de La Laguna, La Laguna.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.* 26, 32 – 46.
- Anderson, M.J., 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland.
- Ayres-Peres, L., Mantelatto, F.L., 2010. Epibiont occurrence on gastropod shells used by the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura: Diogenidae) on the northern coast of São Paulo, Brazil. *Zoologia* 27, 222 – 227.
- Azevedo, J.M.M., Portugal Ferreira, M.R., Martins, J.A., 1991. The emergent volcanism of Flores island, Azores (Portugal). *Arquipel. Life Earth Sci.* 9, 37 – 46.
- Bavington, C.D., Lever, R., Mulloy, B., Grundy, M.M., Page, C.P., Richardson, N.V., McKenzie, J.D., 2004. Anti-adhesive glycoproteins in echinoderm mucus secretions. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 139, 607 – 617.
- Beekey, M.A., McCabe, D.J., Marsden, J.E., 2004. Zebra mussels affect benthic predator foraging success and habitat choice on soft sediments. *Oecologia* 141, 164 – 170.
- Bell, J.J., 2005. Influence of occupant microhabitat on the composition of encrusting communities on gastropod shells. *Mar. Biol.* 147, 653 – 661.
- Benedetti-Cecchi, L., 2001. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215, 79 – 92.
- Benedetti-Cecchi, L., Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Micheli, F., Osio, G.C., Cinelli, F., 2003. Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 293, 193 – 215.
- Bers, A.V., D'Souza, F., Klijnsma, J.W., Willemsen, P.R., Wahl, M., 2006. Chemical defence in mussels: antifouling effect of crude extracts of the periostracum of the blue mussel *Mytilus edulis*. *Biofouling* 22, 251 – 259.

- Bers, A.V., Wahl, M., 2004. The influence of natural surface microtopographies on fouling. *Biofouling* 20, 43 – 51.
- Borges, P., 2004. Ambientes litorais nos grupos Central e Oriental do arquipélago dos Açores, conteúdos e dinâmica de microescala. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Ponta Delgada.
- Borges, P.A.V., 1999. Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. *Biol. J. Linn. Soc.* 66, 373 – 410.
- Borzykh, O.G., Zvereva, L.V., 2012. Filamentous Fungi in the Epibiosis of the Scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Bivalvia) in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Russ. J. Mar. Biol.* 38, 454 – 455.
- Brito, R.S., 1955. A ilha de São Miguel. Estudo Geográfico. Instituto de Alta Cultura, Centro de Estudos Geográficos, Lisboa.
- Brodie, J., Maggs, C.A., John, D.M., 2007. The green seaweeds of Britain and Ireland. British Phycological Society, London.
- Broitman, B.R., Navarrete, S.A., Smith, F., Gaines, S.D., 2001. Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224, 21 – 34.
- Burrows, E.M., 1991. Seaweeds of the British Isles. Volume 2. Chlorophyta. Natural History Museum, London.
- Cabral, J., 2007. Shape and growth in European Atlantic *Patella limpets* (Gastropoda, Mollusca). Ecological implications for survival. *Web Ecol.* 7, 11 – 21.
- Canning-Clode, J., Wahl, M., 2010. Patterns of Fouling on a Global Scale. In: Dürr, S., Thomason, J.C. (Eds.), *Biofouling*. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 73 – 86.
- Cerrano, C., Calcinaï, B., Bertolino, M., Valisano, L., Bavestrello, G., 2006. Epibionts of the scallop *Adamussium colbecki* (Smith, 1902) in the Ross Sea, Antarctica. *Chem. Ecol.* 22, 235 – 244.
- Chapman, G., 1954. Aspects of the fauna and flora of the Azores. I. Introduction and notes on the littoral conditions. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12, 673 – 677.
- Cheroske, A.C., Williams, S.L., Carpenter, R., 2000. Effects of physical and biological disturbances on algal turfs in Kaneohe Bay, Hawaii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 248, 1 – 34.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1994. Change in marine communities: an approach to statistical Analysis and Interpretation. 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. PRIMER v6: User Manual / Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

- Connelly, P.W., Turner, R.L., 2009. Epibionts of the Eastern Surf Chiton, *Ceratozona squalida* (Polyplacophora: Mopaliidae), from the Atlantic Coast of Florida. *Bull. Mar. Sci.* 85, 187 – 202.
- Creed, J.C., 2000. Epibiosis on cerith shells in a seagrass bed: correlation of shell occupant with epizoite distribution and abundance. *Mar. Biol.* 137, 775 – 782.
- Davis, A.R., White, G.A., 1994. Epibiosis in a guild of sessile subtidal invertebrates in south-eastern Australia: a quantitative survey. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 177, 1 – 14.
- Dixon, P.S., Irvine, L.M., 1977. Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. Natural History Museum, London.
- Fernandes, J.G.C., 1985. Terceira (Açores) – Estudo Geográfico. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Ponta Delgada.
- Fletcher, R.L., 1987. Seaweeds of the British Isles. Volume 3. Part 1. Fucophyceae (Phaeophyceae). Natural History Museum, London.
- Fralick, R.A., Hehre, E.J., Matieson, A.C., 1985. Observations on the marine algal flora of the Azores I: Notes on the epizoic algae occurring on the marine mollusc *Patella* spp. *Arquipel. Life Earth Sci.* 6, 39 – 43.
- Fraschetti, S., Terlizzi, A., Benedetti-Cecchi, L., 2005. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296, 13 – 29.
- Guenther, J., Southgate, P.C., de Nys, R., 2006. The effect of age and shell size on accumulation of fouling organisms on the Akoya pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *Aquaculture* 253, 366 – 373.
- Guiry, M.D., Guiry, G.M., 2013. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; acedido a 17 de Outubro 2013.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79 – 90.
- Hawkins, S.J., Burnay, L.P., Neto, A.I., Cunha, R.T., Martins, A.M.F., 1990. A description of the zonation patterns of molluscs and other important biota on the South coast of São Miguel, Azores. *Açoreana Sup.* 2, 21 – 38.
- Hawkins, S.J., Corte-Real, H.B.S.M., Pannacciulli, F.G., Weber, L.C., Bishop, J.D.D., 2000. Thoughts on the ecology and evolution of the intertidal biota of the Azores and other Atlantic islands. *Hydrobiologia* 440, 3 – 17.
- Henriques, P., Sousa, R., Pinto, A.R., Delgado, J., Faria, G., Alves, A., Khadem, M., 2012. Life history traits of the exploited limpet *Patella candei* (Mollusca: Patellogastropoda) of the north-eastern Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 92, 1379 – 1387.

- Instituto Hidrográfico, 1981. Roteiro do Arquipélago dos Açores. Instituto Hidrográfico, Lisboa.
- Irvine, L.M., 1983. Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 2A. Cryptonemiales (sensu stricto) Palmariales, Rhodymeniales. Natural History Museum, London.
- Irvine, L.M., Chamberlain, Y.M., 1994. Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 2B. Corallinales, Hildenbrandiales. Natural History Museum, London.
- Lawson, G.W., John, D.M., 1982. The Marine Algae and Coastal Environment of Tropical West Africa. Nova Hedwigia 70. J. Cramer, Vaduz.
- Levin, S.A., 1992. The problems of patterns and scale in ecology. Ecology 73, 1943 – 1967.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Maggs, C.A., Hommersand, M.H., 1993. Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 3A. Ceramiales. Natural History Museum, London.
- Martins, G.M., Jenkins, S.R., Hawkins, S.J., Neto, A.I., Thompson, R.C., 2008. Exploitation of rocky intertidal grazers: population status and potential impacts on community structure and functioning. Aquat. Biol. 3, 1 – 10.
- Martins, H.R., Santos, R.S., Hawkins, S.J., 1987. Exploitation of limpets (*Patella* spp.) in the Azores with a preliminary analysis of the stocks. ICES C. M. 1987/K 53, 1 – 18.
- Menezes, G.M., 1991. Aspectos da biologia e ecologia de *Patella ulyssiponensis aspera* e *Patella candei candei* (Mollusca, Gastropoda, Patellidae) dos Açores. Potencial da sua exploração. Relatório de Estágio da Licenciatura de Recursos Faunísticos e Ambientes. Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Lisboa.
- Morton, B., Britton, J.C., Martins, A.M.F., 1998. Coastal Ecology of the Azores. Sociedade Afonso Chaves, Ponta Delgada.
- Neto, A.I., 1992. Contribution to the taxonomy and ecology of Azorean benthic marine algae. Biol. J. Linn. Soc. 46, 163 – 176.
- Neto, A.I., 1997. Studies on algal communities of São Miguel, Azores. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Ponta Delgada.
- Neto, A.I., 2000. Ecology and dynamics of two intertidal algal communities on the littoral of the island of São Miguel (Azores). Hydrobiologia 432, 135 – 147.
- Neto, A.I., 2001. Macroalgal species diversity and biomass of subtidal communities of São Miguel (Azores). Helgol. Mar. Res. 55, 101 – 111.
- Neto, A.I., Tittley, I., Levi, A., Farnham, W.F., 2000. Structure and zonation of algal communities in the bay of São Vicente (São Miguel, Azores). Arquipel. Life Mar. Sci. Suppl. 2A, 63 – 69.

- Neto, A.I., Tittley, I., Raposeiro, P.M., 2005. Flora marinha do litoral dos Açores - Rocky shore marine flora of the Azores. Secretaria Regional do Ambiente e do Mar, Horta.
- Sangil, C., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J., 2011. Spatial variation patterns of subtidal seaweed assemblages along a subtropical oceanic archipelago: Thermal gradient vs herbivore pressure. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94, 322 – 333.
- Santos, J.P., Pinho, J.L., 2005. Estudo das correntes oceânicas na região envolvente da Ilha Terceira no Arquipélago dos Açores. *Eng. Civ.* 23, 31 – 41.
- Santos, R.S., Hawkins, S., Monteiro, L.R., Alves, M., Isidro, E.J., 1995. Marine research, resources and conservation in the Azores. *Aquat. Conserv.* 5, 311 – 354.
- Schils, T., Coppejans, E., 2003. Spatial variation in subtidal plant communities around the Socotra Arquipelago and their biogeographic affinities within the Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 252, 103 – 114.
- Schmidt, O.C., 1931. Die marine Vegetation der Azoren in ihren Grundzügen dargestellt. *Bibl. Bot.* 24, 1 – 116.
- Spooner, D.E., Vaughn, C.C., 2006. Context-dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Freshw. Biol.* 51, 1016 – 1024.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Green, M.O., Funnell, G.A., Wilkinson, M.R., 2000. The generality of field experiments: interactions between local and broad-scale processes. *Ecology* 81, 399 – 415.
- Tittley, I., 2002. Seaweed diversity in the North Atlantic Ocean. *Arquipel. Life. Mar. Sci.* 19A, 13 – 25.
- Tittley, I., Neto, A.I., 1995. The marine algal flora of the Azores and its biogeographical affinities. *Bol. Mus. Mun. Funchal Sup.* 4, 747 – 766.
- Tribollet, A.D., Vroom, P.S., 2007. Temporal and spatial comparison of the relative abundance of macroalgae across the Mariana Archipelago between 2003 and 2005. *Phycologia* 46, 187 – 197.
- Tuya, F., Haroun, R.J., 2006. Spatial patterns and response to wave exposure of shallow water algal assemblages across the Canarian Archipelago: a multiscaled approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 15 – 28.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107, 212 – 224.
- Vasconcelos, P., Cúrdia, J., Castro, M., Gaspar, M.B., 2007. The shell of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* (Gastropoda: Muricidae) as a mobile hard substratum for epibiotic polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Ria Formosa (Algarve coast – southern Portugal). *Hydrobiologia* 575, 161 – 172.

- Vroom, P.S., Page, K.N., 2006. Relative abundance of macroalgae (RAM) on Northwestern Hawaiian Island reefs. *Atoll Res. Bull.* 543, 533 – 548.
- Wahl, M., 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58, 175 – 189.
- Wahl, M., 1996. Fouled snails in flow: potential of epibionts on *Littorina littorea* to increase drag and reduce snail growth rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 138, 157 – 168.
- Wahl, M., 2010. Epibiosis. In: Dürr, S., Thomason, J.C. (Eds.), *Biofouling*. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 100 – 120.
- Wahl, M., Mark, O., 1999. The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187, 59 – 66.
- Wahl, M., Sönnichsen, H., 1992. Marine epibiosis. IV. The periwinkle *Littorina littorea* lacks typical antifouling defences – why are some populations so little fouled. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 88, 225 – 235.
- Wallenstein, F.F.M.M., Neto, A.I., 2006. Intertidal rocky shore biotopes of the Azores: a quantitative approach. *Helgol. Mar. Res.* 60, 196 – 206.
- Wallenstein, F.F.M.M., Neto, A.I., Álvaro, N.V., Santos, C.I., 2008a. Algae-based biotopes of the Azores (Portugal): spatial and seasonal variation. *Aquat. Ecol.* 42, 547 – 559.
- Wallenstein, F.F.M.M., Neto, A.I., Álvaro, N.V., Tittley, I., 2008b. Subtidal rocky shore communities of the Azores: Developing a biotope survey method. *J. Coast. Res.* 24, 244 – 249.
- Wallenstein, F.F.M.M., Terra, M.R., Pombo, J., Neto, A.I., 2009. Macroalgal turfs in the Azores. *Mar. Ecol.* 30, 113 – 117.
- Warner, G.F., 1997. Occurrence of epifauna on the periwinkle, *Littorina littorea* (L.), and interactions with the polychaete *Polydora ciliata* (Johnston). *Hydrobiologia* 355, 41 – 47.
- Wernberg, T., Tuya, F., Thomsen, M., Kendrick, G., 2010. Turban snails as habitat for foliose algae: contrasting geographical patterns in species richness. *Mar. Freshw. Res.* 61, 1237 – 1242.
- Williams, J.D., McDermott, J.J., 2004. Hermit crab biocoenosis: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 305, 1 – 128.
- Witman, J.D., 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecol. Monogr.* 55, 421 – 445.

Apêndices

Apêndice I

Tabela 1 – Lista global dos diferentes taxa de epibiontes identificados nas conchas de *P. aspera*. Nomenclatura segundo Guiry e Guiry (2013). n.i – não identificado

| <i>Taxa</i> | <i>Autoridade</i> |
|---|--|
| Heterokontophyta (Bacillariophyceae) | |
| Diatomáceas | |
| Cyanophyta | |
| <i>Calothrix</i> | |
| <i>Calothrix crustacea</i> | Schousboe ex Thuret |
| Cianófito colonial filamentosa | |
| Cianófito filamentosa tipo Lyngbya | |
| Cyanophyta | |
| Filme cianófitas | |
| <i>Oscillatoria submembranacea</i> | Ardissonne & Strafforello ex Gomont |
| <i>Porphyrosiphon notarisii</i> | Kützing ex Gomont |
| <i>Schizothrix arenaria</i> | Gomont |
| <i>Schizothrix mexicana</i> | Gomont |
| <i>Scytonema hofmanii</i> | C.Agardh |
| Chlorophyta | |
| <i>Bryopsis</i> | |
| <i>Bryopsis cupressina</i> | J.V. Lamouroux |
| <i>Bryopsis plumosa</i> | (Hudson) C.Agardh |
| <i>Chaetomorpha</i> | |
| <i>Chaetomorpha aerea</i> | (Dillwyn) Kützing |
| <i>Chaetomorpha linum</i> | (O.F.Müller) Kützing |
| <i>Chaetomorpha mediterranea</i> | (Kützing) Kützing |
| <i>Cladophora</i> | |
| <i>Cladophora albida</i> | (Nees) Kützing |
| <i>Cladophora cf. liebetruithii</i> | Grunow |
| <i>Cladophora conferta</i> | P.L.Crouan & H.M.Crouan |
| <i>Cladophora dalmatica</i> | Kützing |
| <i>Cladophora hutchinsiae</i> | (Dillwyn) Kützing |
| <i>Cladophora laetevirens</i> | (Dillwyn) Kützing |
| <i>Cladophora lehmanniana</i> | (Lindenberg) Kützing |
| <i>Cladophora membranacea</i> | (Hofman Bang ex C.Agardh) Kützing |
| <i>Cladophora pellucida</i> | (Hudson) Kützing |
| <i>Cladophora prolifera</i> | (Roth) Kützing |
| <i>Cladophora sericea</i> | (Hudson) Kützing |
| <i>Cladophoropsis</i> | |
| <i>Cladophoropsis macromeres</i> | W.R.Taylor |
| <i>Cladophoropsis membranacea</i> | (Hofman Bang ex C.Agardh) Børgesen |
| <i>Codium</i> | Stackhouse, 1797 |
| <i>Codium adhaerens</i> | C.Agardh |
| <i>Epífitos verdes</i> | |
| <i>Ernodesmis verticillata</i> | (Kützing) Børgesen |
| <i>Enteromorpha multiramosa</i> | Bliding (<i>cf.</i> Algaebase) |
| Filamentosa verde n.i | |
| <i>Gayralia oxysperma</i> | (Kützing) K.L.Vinogradova ex Scagel et al. |
| <i>Rhizoclonium tortuosum</i> | (Dillwyn) Kützing |

Continua

Tabela 1 – Continuação

| <i>Taxa</i> | <i>Autoridade</i> |
|--|---|
| <i>Ulva</i> | |
| <i>Ulva compressa</i> | Linnaeus |
| <i>Ulva intestinalis</i> | Linnaeus |
| <i>Ulva prolifera</i> | O.F. Müller |
| <i>Ulva rigida</i> | C. Agardh |
| <i>Urospora</i> | |
| Heterokontophyta (Phaeophyceae) | |
| <i>Apoglossum ruscifolium</i> | (Turner) J. Agardh |
| <i>Asteronema rhodoortonoides</i> | (Børgesen) D.G. Müller & E.R. Parodi |
| <i>Bachelotia</i> | |
| <i>Bachelotia antillarum</i> | (Grunow) Gerloff |
| <i>Colpomenia</i> | |
| <i>Crosta castanha</i> | |
| <i>Dictyota</i> | |
| <i>Endarachne binghamiae</i> | J. Agardh |
| <i>Feldmannia</i> | |
| <i>Feldmannia irregularis</i> | (Kützinger) G. Hamel |
| <i>Filamentosa castanha n.i</i> | |
| <i>Halopteris scoparia</i> | (Linnaeus) Sauvageau |
| <i>Halopteris filicina</i> | (Grateloup) Kützinger |
| <i>Hapalospongion</i> | |
| <i>Hecatonema</i> | |
| <i>Hincksia</i> | |
| <i>Hincksia intermedia</i> | (Rosenvinge) P.C. Silva |
| <i>Hincksia mitchelliae</i> | (Harvey) P.C. Silva |
| <i>Hincksia rallsiae</i> | (Vickers) P.C. Silva |
| <i>Lobophora / Cuteleria</i> | |
| <i>Nemoderma tingitanum</i> | Schousboe ex Bornet |
| <i>Padina / Zonaria</i> | |
| <i>Sphacelaria</i> | |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> | (Roth) C. Agardh |
| <i>Sphacelaria rigidula</i> | Kützinger |
| <i>Stragularia clavata</i> | (Harvey) G. Hamel |
| Rhodophyta | |
| <i>Acrochaetium</i> | |
| <i>Aglaothamnion</i> | |
| <i>Aglaothamnion / Callithamnion</i> | |
| <i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i> | (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Halos |
| <i>Aglaothamnion byssoides</i> | (Arnott ex Harvey) C.F. Boudouresque & M.M. Perret-Boudouresque |
| <i>Aglaothamnion cordatum</i> | (Børgesen) Feldmann-Mazoyer |
| <i>Aglaothamnion hookeri</i> | (Dillwyn) Maggs & Hommersand |
| <i>Aglaothamnion tenuissimum</i> | (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer |
| <i>Amphiroa</i> | |
| <i>Anotrichium</i> | |
| <i>Anotrichium furcellatum</i> | (J. Agardh) Baldock |
| <i>Anotrichium tenue</i> | (C. Agardh) Nägeli |
| <i>Antithamnion cruciatum</i> | (C. Agardh) Nägeli |
| <i>Antithamnion densum</i> | (Suhr) M.A. Howe |
| <i>Antithamnion diminutum</i> | Wollaston |

Continua

Tabela 1 – Continuação

| <i>Taxa</i> | <i>Autoridade</i> |
|--|--|
| <i>Antithamnion</i> | |
| <i>Antithamnionella boergesenii</i> | (Cormaci & G.Furnari) Athanasiadis |
| <i>Antithamnionella floccosa</i> | (O.F.Müller) Whittick |
| <i>Antithamnionella spirographidis</i> | (Schiffner) E.M.Wollaston |
| <i>Bangia atropurpurea</i> | (Mertens ex Roth) C.Agardh |
| <i>Bangia</i> | |
| <i>Boergeseniella</i> | |
| <i>Bonnemaisonia</i> | |
| <i>Bornetia secundiflora</i> | (J.Agardh) Thuret |
| <i>Calithamnion decompositum</i> | J. Agardh |
| <i>Callithamnion cordatum</i> | Børgesen |
| <i>Callithamnion corymbosum</i> | (Smith) Lyngbye |
| <i>Callithamnion</i> | |
| <i>Caulacanthus ustulatus</i> | (Mertens ex Turner) Kützing |
| <i>Centroceras clavulatum</i> | (C.Agardh) Montagne |
| <i>Ceramium ciliatum</i> | (J.Ellis) Ducluzeau |
| <i>Ceramium cingulatum</i> | Weber-van Bosse |
| <i>Ceramium circinatum</i> | (Kützing) J. Agardh |
| <i>Ceramium codii</i> | (H. Richards) Mazoyer |
| <i>Ceramium echionotum</i> | J. Agardh |
| <i>Ceramium flaccidum</i> | (Harvey ex Kützing) Ardissonne |
| <i>Ceramium pallidum</i> | (Nägeli ex Kützing) Maggs & Hommersand |
| <i>Ceramium rubrum</i> | C. Agardh |
| <i>Ceramium</i> | |
| <i>Ceramium tenerrimum</i> | (G. Martens) Okamura |
| <i>Chondracanthus acicularis</i> | (Roth) Fredericq |
| <i>Chondracanthus</i> | Kützing, 1843 |
| <i>Chondria capillaris</i> | (Hudson) M.J. Wynne |
| <i>Corallina elongata</i> | J.Ellis & Solander |
| <i>Corallina</i> | |
| Crosta vermelha n.i | |
| <i>Crouania attenuata</i> | (C.Agardh) J.Agardh |
| <i>Cryptopleura ramosa</i> | (Hudson) L. Newton |
| <i>Dasya caraibica</i> | Børgesen |
| <i>Dasya rigidula</i> | (Kützing) Ardissonne |
| <i>Dasya</i> | |
| <i>Diplothamnion jolyi</i> | C. Hoek |
| <i>Diplothamnion</i> | |
| <i>Dipterosiphonia rigens</i> | (Shousboe ex C.Agardh) Falkenberg |
| <i>Erythrotrichia carnea</i> | (Dillwyn) J.Agardh |
| <i>Falkenbergia rufolanosa</i> | (Harvey) F.Schmitz |
| <i>Falkenbergia</i> | |
| Filamentosa vermelha n.i | |
| <i>Gastroclonium reflexum</i> | (Chauvin) Kützing |
| <i>Gastroclonium</i> | |
| <i>Gelidiella</i> | |
| <i>Gelidiella tinereensis</i> | Seoane-Camba |
| <i>Gelidium pusillum</i> | (Stackhouse) Le Jolis |
| <i>Gelidium</i> | |
| <i>Gelidium spinosum</i> | (S.G. Gmelin) P.C. Silva |
| <i>Gigartina pistillata</i> | (S.G.Gmelin) Stackhouse |

Continua

Tabela 1 – Continuação

| Taxa | Autoridade |
|--|-------------------------------------|
| <i>Griffithsia</i> | |
| <i>Gymnothamnion elegans</i> | (Schousboe ex C.Agardh) J.Agardh |
| <i>Halitilon virgatum</i> | (Zanardini) Garbary & H.W. Johansen |
| <i>Herposiphonia secunda f.secunda</i> | (C.Agardh) Falkenberg |
| <i>Herposiphonia secunda f.tenella</i> | (C.Agardh) M.J.Wynne |
| <i>Herposiphonia</i> | |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i> | (Stackhouse) F.S.Collins & Hervey |
| <i>Jania</i> | |
| <i>Laurencia / Chondria</i> | |
| <i>Lejolisia mediterranea</i> | Bornet |
| <i>Lithothamnion</i> | |
| <i>Lomentaria articulata</i> | (Hudson) Lyngbye |
| <i>Lomentaria</i> | |
| <i>Lophosiphonia cristata</i> | Falkenberg |
| <i>Lophosiphonia reptabunda</i> | (Suhr) Kylin |
| <i>Lophosiphonia</i> | |
| <i>Monosporus pedicellatus</i> | (Smith) Solier |
| <i>Osmundea</i> | |
| <i>Osmundea truncata</i> | (Kützing) K.W. Nam & Maggs |
| <i>Pleonosporium borrieri</i> | (Smith) Nägeli |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> | (Linnaeus) P.S. Dixon |
| <i>Polysiphonia atlantica</i> | Kapraun & J.N.Norris |
| <i>Polysiphonia brodiei</i> | (Dillwyn) Sprengel |
| <i>Polysiphonia ceramiiiformis</i> | P.L.Crouan & H.M.Crouan |
| <i>Polysiphonia denudata</i> | (Dillwyn) Greville ex Harvey |
| <i>Polysiphonia furcellata</i> | (C. Agardh) Harvey |
| <i>Polysiphonia</i> | |
| <i>Polysiphonia sphaerocarpa</i> | Børgesen |
| <i>Polysiphonia stricta</i> | (Dillwyn) Greville |
| <i>Polysiphonia tripinnata</i> | J. Agardh |
| <i>Porphyra</i> | |
| <i>Pterosiphonia</i> | |
| <i>Pterothamnion crispum</i> | (Ducluzeau) Nägeli |
| <i>Pterothamnion plumula</i> | (J.Ellis) Nägeli |
| <i>Ptilothamnion pluma</i> | (Dillwyn) Thuret |
| <i>Spermothamnion flabellatum</i> | Bornet |
| <i>Spermothamnion repens</i> | (Dillwyn) Rosenvinge |
| <i>Spermothamnion</i> | |
| <i>Spermothamnion strictum</i> | (C.Agardh) Ardissonne |
| <i>Sphondylothamnion multifidum</i> | (Hudson) Nägeli |
| <i>Stichothamnion cymatophilum</i> | Børgesen |
| <i>Stylonema alsidii</i> | (Zanardini) K.M. Drew |
| <i>Symphyocladia marchantioides</i> | (Harvey) Falkenberg |
| <i>Taenioma nanum</i> | (Kützing) Papenfuss |
| <i>Taenioma</i> | |
| <i>Thamnion</i> | |
| Outros | |
| <i>Cirripedia</i> | |
| <i>Hidrozoa</i> | |
| <i>Patella</i> | |
| <i>Polyplacophora</i> | |
| <i>Porifera</i> | |